

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID
ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIEROS DE MONTES



Historia holocena de los pinares montanos de los sistemas Central y Cantábrico: Un objetivo con dos enfoques, biogeográfico y dendroecológico

Autor:

Juan Manuel Rubiales Jiménez
Ingeniero de Montes

Directores:

Fernando Gómez Manzaneque
Doctor en Biología

María del Mar Génova Fuster
Doctora en Biología

2012

Índice de contenido

RESUMEN.....	3
ABSTRACT.....	4
OBJETIVOS.....	5
1. Introducción.....	6
1.1. La contribución de los megarrestos y macrorrestos a las reconstrucciones paleoecológicas.....	6
1.2. El estudio de troncos subfósiles: una disciplina en los orígenes de la ciencia del Cuaternario.....	7
1.3. Megafósiles en el cuadrante noroccidental de la Península Ibérica: estudios previos.....	7
1.4. La interpretación de los pinares en las montañas occidentales ibéricas.....	9
2. Área de estudio.....	12
2.1. Las áreas montañas ibéricas: descripción general e interés paleoecológico.....	12
2.2. La sierra de Gredos.....	13
2.3 La cordillera Cantábrica.....	16
3. Material y métodos.....	18
3.1. Métodos de análisis de macrofósiles a partir de la anatomía de la madera.....	18
3.1.1. Microscopía de luz transmitida.....	18
3.1.2. Microscopía de luz incidente o reflexión.....	20
3.1.3 Identificación de las muestras.....	20
3.2. Estudio de estróbilos y frutos.....	21
3.3. Estudio de anillos de crecimiento.....	21
3.4. Dataciones radiocarbónicas.....	22
4. Resultados	23
4.1. Sierra de Gredos.....	23
4.1.1. Megafósiles.....	23
4.1.2. Conos y otros macrofósiles.....	24
4.3. Dataciones radiocarbónicas y series de anillos de megafósiles.....	28
4.2. Montaña Occidental Cantábrica.....	29
4.2.1. Macrofósiles leñosos y megafósiles.....	29
4.2.2. Conos.....	32
4.3. Dataciones radiocarbónicas.....	32
5. Discusión.....	34
5.1. Nuevos datos de maderas fósiles holocenas en las montañas ibéricas: consideraciones biogeográficas.....	34
5.2. El decaimiento de los pinares durante el Holoceno: posibles causas.....	39
5.3. El caso de los pinares de las montañas centrales y noroccidentales ibéricas en el contexto peninsular y europeo.....	40
5.4. Anillos de crecimiento en individuos fósiles ¿hacia una cronología Holocena ibérica?..	43
CONCLUSIONES.....	47
BIBLIOGRAFÍA.....	48
ARTÍCULOS.....	61

RESUMEN

Los estudios paleoecológicos holocenos basados en macro- y megafósiles encierran un gran valor debido a que su información tiene generalmente carácter local, su origen es conocido, pueden ser datados directamente mediante el método radiocarbónico, y pueden identificarse a un nivel taxonómicamente preciso. Sin embargo son pocas las áreas del Sur de Europa en las que sea conocida una alta densidad de yacimientos con restos leñosos de gran tamaño. En esta tesis, se presentan datos de 53 yacimientos de la sierra de Gredos y de la cordillera Cantábrica (Península Ibérica). Los restos fueron hallados en ambientes variados, como zonas higroturbosas, turberas erosionadas o lagos, y fueron identificadas mediante el estudio de la anatomía de la madera o mediante rasgos morfológicos.

En la sierra de Gredos, la evidencia paleobotánica indica la existencia de un panorama relativamente estable a lo largo del Holoceno medio y principio del Holoceno final y sugiere la persistencia, a lo largo de milenios, de un piso de pinares ampliamente distribuido en cotas altas de la sierra. La información obtenida de piñas y frutos mejoran la información taxonómica disponible y revelan la existencia tanto de *Pinus sylvestris* como de *Pinus nigra* en estas sierras durante el Holoceno. La datación radiocarbónica, medición de anillos de crecimiento y sincronización preliminar de 26 secciones de troncos de subfósiles demuestran el potencial de este material de las montañas de Iberia central en la obtención de cronologías holocenas de pino.

En la cordillera Cantábrica, los datos aportan información espacialmente precisa de distribuciones de ciertas especies arbóreas durante el Holoceno. En las zonas centrales de la cordillera, han sido hallados fundamentalmente restos de pino, mientras que en las zonas más occidentales los pinos están ausentes y los restos encontrados corresponden a otras especies de caducifolios (*Betula*, *Salix*, *Quercus*) y arbustos (*Erica*, *Fabaceae*)

Esta información paleobiogeográfica contrasta con la distribución natural actual de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en el área de estudio. En la sierra de Gredos, la naturalidad de las escasos rodales de pinos que aún persisten ha sido discutida, mientras que en la cordillera Cantábrica, la única especie del grupo que persiste es *P. sylvestris* y está localizada en unos pocos relictos. El clima pudo haber jugado un papel importante en una primera fase de declive de los pinares durante el Holoceno inicial, mostrado en numerosos registros polínicos de manera casi sincrónica y asociada a una expansión de frondosas. Sin embargo la información histórica disponible y la comparación entre las áreas de distribución de los pinares en el presente, modelizada y en momentos anteriores a la la generalización de la presión antrópica sugiere que durante los últimos dos milenios, la actividad humana ha sido responsable de la desaparición de estas especies como árboles naturales en áreas extensas.

ABSTRACT

Macro- and megafossil studies provide information of great value in palaeoecology because such evidence is spatially precise, directly radiocarbon dated and usually taxon-specific. However, few areas of southern Europe have a high density of sites with Holocene woody remains. Here, local data from 53 sites in the Gredos Mountains and the Cantabrian Range (Iberian Peninsula) is presented. Woody remains were recovered from mires, eroded peat bogs and lakes and were identified by their wood anatomy or morphological traits.

In the Gredos Mountains, palaeobotanical evidence portrays a relatively stable picture of tree distribution over the mid- and beginning of the late-Holocene, and suggests the persistence of a widespread belt of pinewoods. Cones and fruits enlarge the taxonomic information available and reveal that both *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* were present locally during the Holocene. Radiocarbon dating, tree ring measurement and preliminary cross-dating of 26 pine sub-fossil logs demonstrate the potential of obtaining a long pine chronology from subfossil wood from the mountains of Central Iberia.

In the Cantabrian Range the data provide spatially precise evidence of tree distribution in the region during the Holocene. Pines were mostly identified in the central areas, whereas at the western edge no pine evidence was detected and deciduous trees (*Betula*, *Salix*, *Quercus*) and shrubs (*Erica*, Fabaceae) were identified.

This palaeoecological information contrasts with the current natural distribution ranges of *P. sylvestris* and *P. nigra* in the study area. In the Gredos Mountains, the naturality of the few pine stands currently growing has been heavily debated. In the Cantabrian Range *P. sylvestris* is the only pine species that is today present, and its natural presence is now limited to a few enclaves. Climate may have played a key role in the early-Holocene, as pollen archives document a pine demise that is synchronous with the spread of broadleaved taxa. However, available historical data and the comparison of the reconstructed distribution of pinewoods before extensive human forest disturbance with both present and modelled distributions suggests that during the last two millennia, anthropogenic activity may have removed these species as native trees from a large territory.

OBJETIVOS

Mediante la obtención de nuevos datos paleoecológicos obtenidos a partir de material fósil leñoso, esta tesis pretende estudiar las pautas y procesos de persistencia y cambio vegetal, con la mayor resolución temporal y espacial posible, para el Holoceno en las montañas occidentales de la Península Ibérica. Se presta también atención en los mecanismos que explican la evolución del área de distribución de pinares montanos y su interpretación biogeográfica y paleoecológica.

La correcta interpretación de la presencia de estas masas requiere necesariamente de estudios que aporten datos precisos acerca de su distribución, abundancia y extensión a lo largo del Holoceno. La conservación de macrorfósiles (piñas, ramas y pequeños carbones) y megafósiles (troncos, tocones y grandes raíces) abre una oportunidad para mejorar las reconstrucciones paleoecológicas, biogeográficas y paleoclimáticas previas con excelentes resultados. En muchos casos, el estudio de estos restos ha sido necesario para detectar patrones históricos de comportamiento de la vegetación que de otra forma habrían sido inabordables (p. ej. Bennett, 1984, Birks 2000, Ali et al., 2005; Carcaillet and Muller, 2005; Kullman and Kjällgren, 2006, Kullman, 2009). Para el caso ibérico de las montañas cantábricas y centrales, el hallazgo de numerosos troncos en un área extensa pero con coherencia biogeográfica permite reconstruir de manera precisa la dinámica forestal en parte del último ciclo interglacial. Dicho registro fósil constituye lo que podría ser hasta ahora el más notable de los registros de restos leñosos fósiles ibéricos conocido.

Los objetivos concretos marcados para este estudio son los siguientes:

1. Identificar las muestras fósiles hasta el máximo rango taxonómico posible
2. Obtener la mayor información posible de restos leñosos fósiles mediante la aplicación del método dendrocronológico cuando sea posible
3. Relacionar los resultados con los datos obtenidos en otras aproximaciones metodológicas paleoecológicas y paleoclimáticas.
4. Relacionar los resultados con aquellos obtenidos en otros yacimientos de las montañas ibéricas.
5. Establecer un modelo de la evolución del paisaje vegetal en el área de estudio apoyado en el conjunto de aportaciones paleobotánicas.

1. Introducción

1.1. La contribución de los megarrestos y macrorrestos a las reconstrucciones paleoecológicas

El registro paleobotánico es capaz de recoger información que se remonta mucho más atrás en el tiempo de lo que nuestra vida puede alcanzar. El interés de su estudio radica en que ofrecen una perspectiva temporal de los cambios en los paisajes valiosa porque permite comprender las interacciones que rigen la dinámica de los ecosistemas terrestres en una larga escala temporal. Su alcance va, además, más allá de lo exclusivamente vegetal, pues también puede constituir un informador indirecto de clima, actividad antrópica, y de otros procesos ecológicos. Por estos motivos, los resultados obtenidos de la investigación paleoecológica encuentran cada vez más aplicación en la gestión de nuestros ecosistemas, dando información relevante en varias cuestiones de interés. Por ejemplo, son capaces de aportar evidencias sobre la naturalidad de las especies, permiten reconocer la importancia biogeográfica de poblaciones de interés o incluso sugerir medidas adecuadas en la gestión o contribuir en la elaboración de estrategias de conservación (e.j. Birks, 1993, Cheddadi, 2006, Willis y Birks, 2006). Sin embargo, es preciso señalar que las reconstrucciones paleofitogeográficas se crean con la información aportada por el registro fósil disponible y que como tal tiene ciertas limitaciones metodológicas. Ocurre frecuentemente que los datos son escasos, por lo que en esos casos, los modelos elaborados no dejan de tener un cierto carácter temporal hipotético.

Las posibilidades de aplicación del método palinológico al análisis de sedimentos lo convierten en un método muy apto para conocer los cambios en la vegetación y establecer modelos de evolución general. El polen aporta información que por lo general llega al rango taxonómico de género, siendo la diferenciación entre especies excepcional. La interpretación de los datos polínicos está también ligada a cierta incertidumbre en lo que respecta al origen de la señal, debido a la capacidad de dispersión del polen. Aunque el desarrollo de estudios de representatividad actual polínica contribuyen a depurar el método gracias a la oportunidad de comparación con análogos de espectros polínicos, las interpretaciones de los diagramas quedan en ocasiones abiertas a varias alternativas. Los estudios de megafósiles y otros macrorrestos, proporcionan otro tipo de información que, siendo generalmente puntual en el tiempo, enriquece y complementa la obtenida mediante el polen (ver por ejemplo. Birks & Birks, 2000; Birks, 2003) por varios motivos: i) frecuentemente se obtiene información más precisa de los taxones implicados ii) pueden establecerse modelos posicionales precisos y un control cronológico también más preciso (ya que los mismos macrorrestos pueden ser datados) o iii) la representatividad de los taxones se relaciona con factores diferentes a los propios de los depósitos polínicos, que están muy relacionados con la capacidad productiva y diseminativa de las especies.

Por lo general, una vez que los modelos generales de evolución regional de la vegetación están establecidos a partir de las aportaciones paleopolínicas en secuencias de sedimentos, el estudio de megarrestos (troncos, tocones, raíces de gran tamaño) o macrorrestos (hojas, acículas, frutos y estróbilos) aporta una información de tipo más local, taxonómicamente más precisa y capaz de evaluar factores ambientales intrínsecos al yacimiento.

1.2. El estudio de troncos subfósiles: una disciplina en los orígenes de la ciencia del Cuaternario

Uno de los primeros retos a los que se enfrentaron los científicos cuaternaristas fue explicar el porqué de la existencia de troncos fósiles de pino en áreas del Norte de Europa en las que en ese momento no había pinares naturales. En una revisión histórica de Birks (2010) se narra cómo, desde el final del siglo XVIII, el estudio de árboles fósiles en Escocia y Dinamarca atrajo el interés de muchos científicos, que trataron durante años de buscar explicaciones razonables a esos hallazgos. Cuando los investigadores fueron capaces de reconocer su significación biogeográfica y de estudiar las condiciones ambientales en las que vivieron esos árboles mediante el análisis de anillos de crecimiento, estos estudios se convirtieron en los primeros hitos en la Paleoeología del Cuaternario (e.g. Dau, 1829, Steenstrup, 1841, Vaupell, 1857), aportando evidencias pioneras que demostraban la existencia de importantes cambios ambientales y grandes variaciones en la distribución de especies a lo largo del tiempo.

Las metodologías que se aplicaron desde antiguo sobre las maderas fósiles fueron desarrolladas durante los siglos siguientes y siguen siendo ampliamente usadas en la actualidad para abordar diversos temas de interés en Paleobiogeografía, sobre todo los relacionados con los cambios en la distribución de táxones (ej. Bennett, 1984, Kullman, 2008) y las reconstrucciones paleoambientales (ej. Helama et al. 2005, MacDonald, et al., 2008). Hasta hoy este tipo de estudios se han hallado restringidos a un área geográfica bastante definida que cubre, principalmente, las regiones ártica y atlántica. La razón de este patrón de distribución se encuentra en la abundancia, en esas zonas, de lugares propicios para la conservación de los restos leñosos a lo largo del tiempo, que suelen corresponderse con turberas, lagos de montaña o glaciares.

En la península Ibérica, han sido localizadas dos áreas con una notable densidad de megafósiles bien conservados, lo que constituye una rareza en el contexto del Mediterráneo occidental. Estas zonas están localizadas principalmente en las dos áreas montañosas del cuadrante Noroeste de la península Ibérica que son objeto de estudio en este trabajo: la Sierra de Gredos (Sistema Central) y la Cordillera Cantábrica (Fig. 1.1).

1.3. Megafósiles en el cuadrante noroccidental de la Península Ibérica: estudios previos

Dentro de los tipos de informadores paleobotánicos, las maderas subfósiles de gran tamaño (megafósiles) han sido objeto de menos estudios que otros tipos de restos, como por ejemplo, los pólenes y esporas, frutos y semillas o incluso los carbones. Esto es debido, por un lado, a que las condiciones necesarias para la conservación de maderas a lo largo del tiempo son menos frecuentes que las requeridas para conservar ese tipo de fósiles. Además

tiene que ser viable la extracción de las muestras, cosa que ocurre raramente en ambientes higróturbosos (ei. turberas en explotación, erosionadas) y cuando se encuentran es necesario recuperarlos en un estado suficientemente bueno de conservación para permitir la preparación y la observación de sus caracteres diagnósticos.

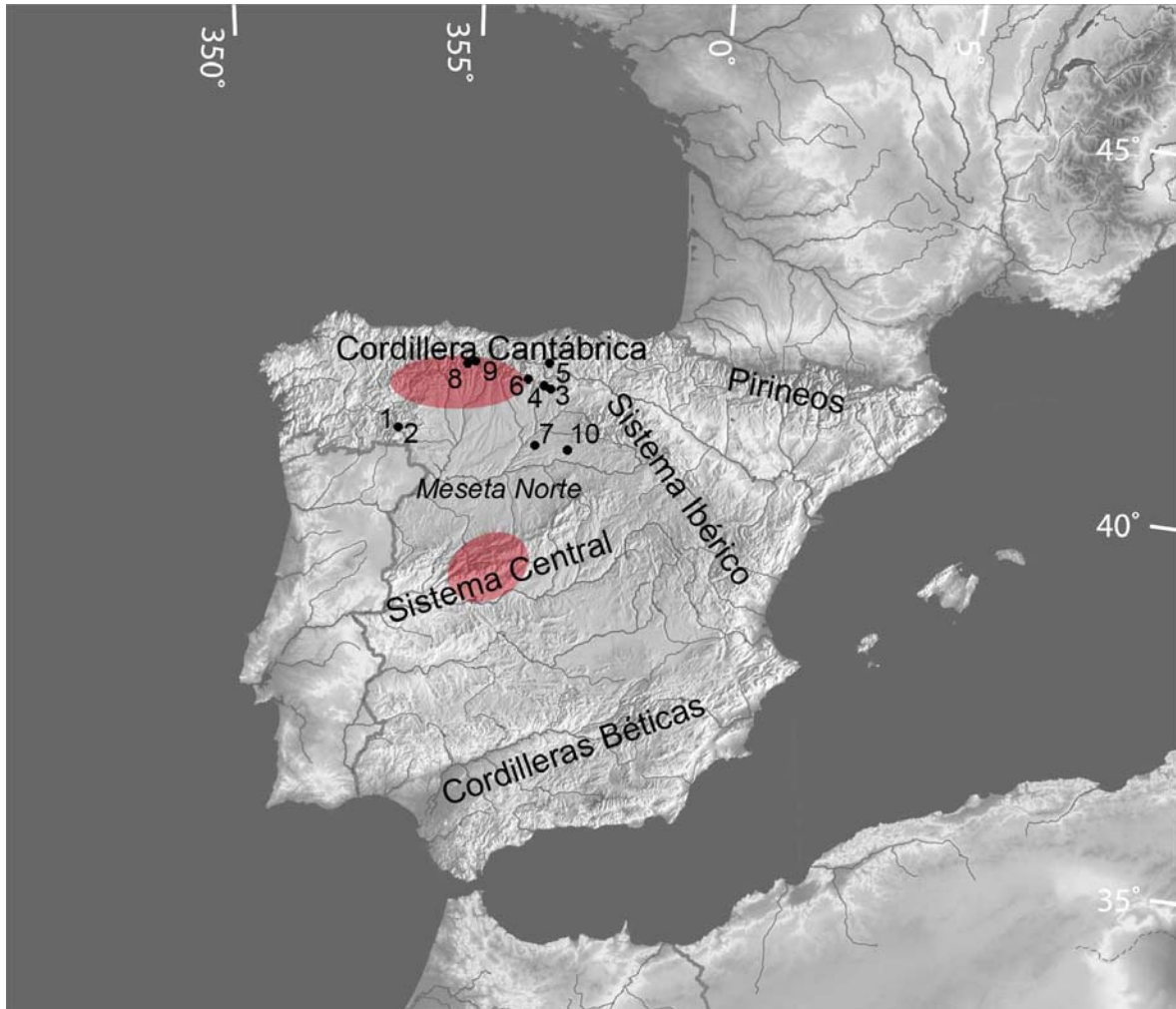


Figura 1.1.- Yacimientos holocenos interiores del Noroeste peninsular con presencia de megafósiles y zonas estudiadas en el presente estudio (sombreado en rojo): 1. Laguna de la Roya, 2. Laguna de las Sanguijuelas, 3. La Piedra, 4. S. Mamés de Abar, 5. Herbosa, 6. Lomilla, 7. Cevico Navero, 8. Porma, Curueño y Esla, 9. Lillo, 10. Tubilla del Lago (ver Tabla 1.1).

Durante el siglo pasado, el estudio de maderas subfósiles cuaternarias en zonas montañosas ibéricas ha estado limitado a alrededor de una decena de yacimientos, localizados fundamentalmente en el eje cantábrico y zonas aledañas (Figura 1.1, Tabla 1.1). Como trabajos pioneros en el estudio de macrorrestos leñosos cuaternarios se encuentran los correspondientes a los yacimientos de Laguna de la Roya (Menéndez Amor y Ortega, 1958) y Laguna de las Sanguijuelas (Menéndez Amor y Florschütz, 1961), datados en el final del Pleistoceno superior y situados en las sierras interiores de Segundera y Cabrera. Se hallaron restos de táxones de marcado carácter eurosiberiano en la zona, aunque lo más relevante fue el hallazgo de restos de *Pinus*. También en un marco

cronológico tardiglaciár, en la turbera burgalesa de La Piedra (Muñoz Sobrino *et al*, 1996), se encontraron restos leñosos de pinos, abedules y *Juniperus*. En otros yacimientos del Norte de Palencia (Cevico Navero y Lomilla), ya en cronología Holocena siguieron apareciendo macrorrestos de *Pinus* (maderas y piñas), en las vertientes meridionales de la Cordillera Cantábrica (Roig *et al.*, 1997; Alcalde *et al.*, 2001). Los yacimientos de Lillo (García Antón *et al.*, 1995) y Lillo II (Muñoz Sobrino, 2001), junto con los depósitos de La Herbosa (Río Merino, 2000) y Porma, Curueño y Esla (Sánchez Hernando *et al.*, 1999) también registraron restos leñosos de pino durante el Holoceno, confirmado la permanencia relicta de *Pinus sylvestris* en la zona central de la cordillera Cantábrica.

	Yacimiento	Altitud	Periodo	Referencias
1.	Laguna de la Roya (Zamora)	1600 m	Pleistoceno Superior	Menéndez Amor <i>et al.</i> , 1958
2.	Laguna de las Sanguijuelas (Zamora)	1000 m	Pleistoceno Superior	Menéndez Amor <i>et al.</i> , 1961
3.	La Piedra (Burgos)	950 m	Pleistoceno Superior	Muñoz Sobrino <i>et al.</i> , 1996
4.	S. Mamés de Abar (Burgos)	920 m	Holoceno inicial	Iriarte <i>et al</i> , 2001
5.	Herbosa (Burgos)	840 m	Tardiglaciár-Holoceno inicial	Río Merino, 2000
6.	Lomilla (Palencia)	920 m	Holoceno inicial	Alcalde <i>et al.</i> , 2001
7.	Cevico Navero (Palencia)	840 m	Holoceno medio	Roig <i>et al.</i> , 1997
8.	Porma, Curueño y Esla (León)	1450 - 1650 m	Holoceno final	Sánchez Hernando <i>et al.</i> , 1999
9.	Lillo (León)	1360 - 1500 m	Holoceno medio-final	García Antón <i>et al.</i> , 1997, Muñoz Sobrino, 2001
10.	Tubilla del Lago (Burgos)	900 m	Holoceno final	Moreno Amat, 2010, García Amorena <i>et al.</i> 2011

Tabla 1.1- Yacimientos con presencia de megafósiles en el cuadrante noroccidental Ibérico durante el Cuaternario final

1.4. La interpretación de los pinares en las montañas occidentales ibéricas.

El género *Pinus* L. constituye uno de los grupos taxonómicos más importantes en la composición de las masas forestales de la cuenca mediterránea. De las especies espontáneas en la península Ibérica, tres -*Pinus sylvestris* L., *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco y *Pinus uncinata* Ramond ex DC- dominan gran parte de las masas forestales altomontanas ibéricas. Estas formaciones se extienden fundamentalmente por el Pirineo y Prepirineo, Sistema Ibérico, Sistema Central y Sierras Béticas (Costa et al., 1997; Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).. Sin embargo, el papel de los pinares en la vegetación actual ha sido un tema tradicionalmente discutido en el que diferentes corrientes botánicas han defendido interpretaciones dispares (ver Ceballos, 1938, Rivas Martínez, 1987, Morla 1993, Costa et al., 1997). Las cuestiones de fondo tratan tanto la naturalidad de las especies como la estabilidad de las formaciones y su comportamiento frente a diferentes escenarios climáticos o de perturbaciones.

En lo que respecta al área de estudio, *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* son especies autóctonas de importancia forestal de primer orden en los pisos montanos, tanto atlánticos como mediterráneos, de la península Ibérica. Concretamente en la zona central del Sistema Central (sierra de Guadarrama) *Pinus sylvestris* forma, entre los 1600 y los 2100 m, extensos bosques que dominan ese piso de vegetación. Otras sierras de este complejo montañoso, (sierra de Ayllón al Este y sierra de Gredos al Oeste) también presentan bosques de este tipo, pero de extensión mucho más reducida y de interpretaciones geobotánicas más controvertidas.

Los pinares de Gredos han sido considerados por algunos autores producto de repoblaciones artificiales (Luceño y Vargas, 1991; Rivas-Martínez, 1987; Sánchez-Mata, 1989). Estos autores no contemplan a los pinares como vegetación natural, ni en comunidades cabeza de serie del macizo central de Gredos, ni en sus formaciones vegetales seriales. No obstante, otros autores sí han defendido el carácter natural de los pinares de *P. nigra* y *P. sylvestris* en éste área, apoyándose en datos palinológicos, históricos, toponímicos y geobotánicos (Laguna, 1879; Willkomm, 1896; Font Quer, 1954; Gaussen, 1949; Franco et al., 1997; Génova et al., 1988; Génova et al., 2009, Gómez Manzaneque, 1988; Mancebo et al., 1993; Martínez García and Costa, 2001; Regato et al., 1992). Otros estudios de carácter dendrocronológico corroboran esta misma opinión. Ritcher (1988) analizó los bosques de pino albar (*Pinus sylvestris*) que cubren gran parte del territorio en la vertiente septentrional y Génova et al. (1993) y García Calvo et al. (2005) estudiaron algunas poblaciones naturales relictas de ambas especies que persisten en la vertiente meridional. Las secuencias cronológicas elaboradas por estos autores a partir de la variación del grosor de los anillos de crecimiento se extienden hasta mediados del siglo XVII (Génova et al., 1993), indicando una edad superior a la del comienzo de las actividades repobladoras en la región (Martínez García and Costa, 2001).

Es remarcable, sin embargo, la ausencia de una de esas dos especies (*P. nigra*) y la escasa representación actual de *Pinus sylvestris* en la zona noroccidental ibérica. Willkomm y Lange (1870), contando con las obras de Planelles (1852) y Olazábal (1856) remarcaron ya en el siglo XIX el carácter relicto de los pinares en la montaña Cantábrica. En este área hoy sólo encontramos pequeños pinares en las localidades de Lillo y Collacerrosa, cuyo carácter autóctono fue demostrado con los trabajos de García Antón et al. (1997) y Génova (1998) y en las estribaciones orientales cantábricas, más concretamente en las Sierras de Arcena y Gorgea (Aseginolaza et al 1988; Ruiz Urrestarazu, 1989). Además también han perdurado hasta nuestros días pequeños rodales en Velilla del río Carrión (Palencia) y en la Sierra de Geres, Portugal (Franco y Afonso, 1982), aunque en este último enclave, la pérdida de las poblaciones naturales por la combinación de la acción del fuego y la introgresión genética con masas de repoblaciones ha sido sugerida (Rodríguez Guitián y Ramil Rego, 2008).

Frente a diversas interpretaciones, la paleoecología aporta datos objetivos de la evolución de los paisajes desde una perspectiva temporal amplia. Una interpretación más correcta de las poblaciones actuales requiere necesariamente de estudios paleoecológicos que aporten datos precisos acerca de su distribución, abundancia y extensión en el Holoceno. Los estudios polínicos, numerosos en las vertientes septentrionales de Gredos y de la cordillera Cantábrica, reflejan registros de polen de *Pinus* durante este periodo, pero con proporciones variables en el territorio. En este marco, la información aportada por maderas subfósiles es útil a la hora de detectar la ubicación precisa de las masas en momentos determinados del Holoceno y resolver algunas preguntas concretas acerca de su distribución altitudinal, la extensión de sus masas y los comportamientos dinámicos de esas masas en la segunda mitad del Holoceno.

2. Área de estudio

2.1. Las áreas montañas ibéricas: descripción general e interés paleoecológico

La península Ibérica es una de las regiones más montañosas de Europa, con una altitud media relativamente alta, superior a los 600 m. La Meseta Central es la gran unidad geográfica sobre la que se articula el relieve de la Península. Los sistemas montañosos ocupan casi la mitad del territorio ibérico: Pirineos (en el límite noreste) y las cordilleras Béticas (sureste) son las cordilleras más altas, que se sitúan fuera de la Meseta Central. Rodeando ésta, está la cordillera Cantábrica en el norte y el sistema Ibérico en el este. El sistema Central divide latitudinalmente la Meseta en dos unidades menores.

En Iberia, la mayor parte de las montañas tienden a desarrollarse principalmente en dirección este-oeste, formando accidentes transversales a las rutas migratorias previsibles en los momentos de retracción/expansión arbórea característicos de los periodos glaciales e interglaciales. Sin embargo, las condiciones climáticas aparejadas a las montañas en una península en la que son comunes los episodios de aridez pueden ofrecer nichos ecológicos diversos. La gran diversidad de ambientes ligada a las montañas debida a la orografía, orientación y litología, contribuyen a que el territorio ibérico sea hoy comparativamente rico en términos de biodiversidad vegetal respecto al resto de Europa, y que haya sido reconocida la existencia de áreas refugio en diferentes enclaves peninsulares (ej. Carrión et al., 2008, Postigo et al., 2008, González Sampériz et al., 2010).

Una de las razones que explican el interés paleoecológico de las zonas montañas radica en que la mayor parte de la información paleobotánica holocena disponible procede de estos ambientes (Alcalde et al., 2006, Fig. 2.1). Un gran número de secuencias estudiadas (sobre todo en el norte peninsular) provienen de ambientes higroturbosos situados a altitudes superiores a los 900 m. Además, como regla general, los restos de vegetación de las áreas de montaña se encuentran en mejor estado de conservación que los situados en zonas más bajas, debido seguramente a su menor productividad. Como consecuencia de esto, la gestión de esos ambientes ha sido abordada por lo general desde una perspectiva forestal. Por último, las montañas han fascinado a los biogeógrafos desde antiguo: constituyen barreras que compartimentalizaron el territorio a lo largo de millones de años pero que al mismo tiempo ofrecieron ambientes propicios para la persistencia y migración de táxones, tanto en periodos glaciales como interglaciales. De una manera u otra han jugado un papel importantísimo en la biogeografía histórica y en los flujos genéticos de sus especies arbóreas.

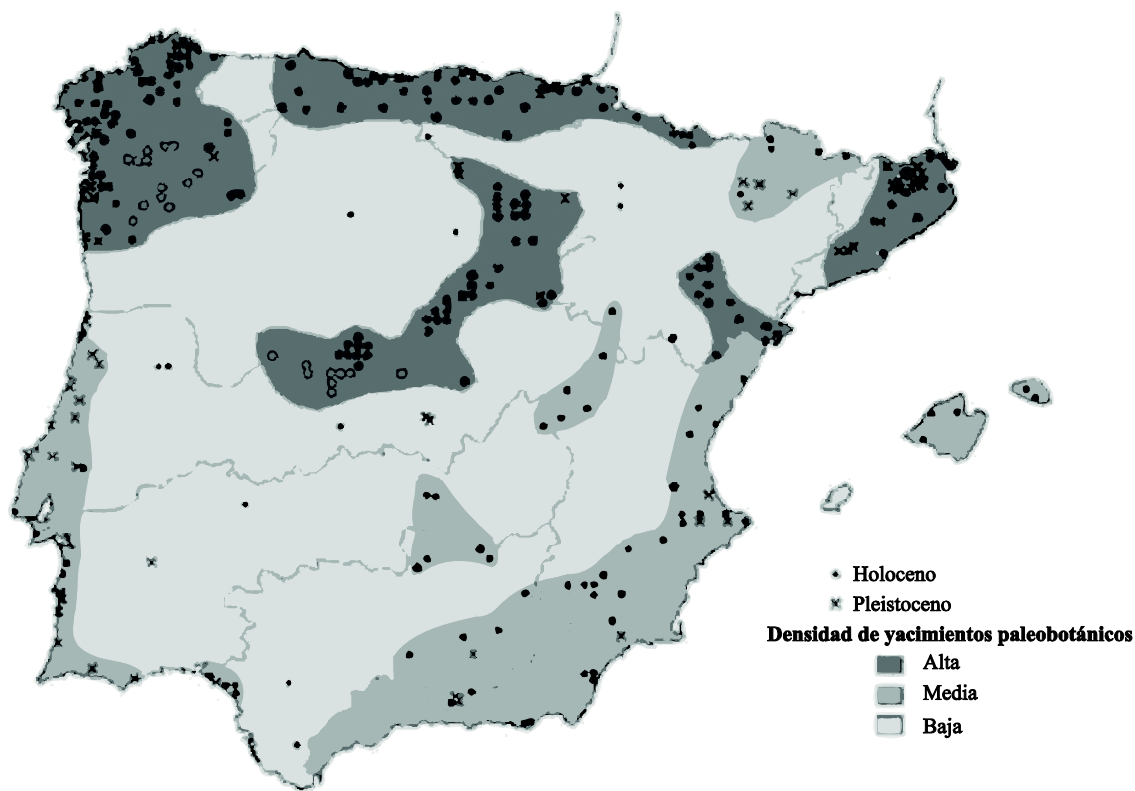


Figura 2.1. Localización de yacimientos paleoecológicos cuaternarios (de Alcalde et al., 2006, modificado)

2.2. La sierra de Gredos

La sierra de Gredos forma parte de la cordillera Central, gran sistema orográfico que se desarrolla en dirección Este – Oeste. Divide la meseta ibérica en dos partes, la submeseta sur, correspondiente a la cuenca del Tago y Guadiana, a una altitud media de 500 m y la submeseta norte (cuenca del Duero) situada a unos 800 m. La sierra de Gredos se extiende unos 150 km y alcanza una anchura máxima de cerca de 50 km. Presenta los picos más elevados de todo el sistema Central (Almanzor, 2592 m).

La tectónica, mediante un sistema de fracturas sobre las rocas paleozoicas plutónicas que dominan en el macizo, ha modelado el territorio según un sistema de bloques elevados-hundidos (*horst-graben*). Ejemplo de bloques elevados (*horst*) lo constituyen los macizos de La Serrota, La Paramera o el propio Macizo central de Gredos. Como bloques hundidos (*graben*) son claros ejemplos las fosas de los ríos Tormes, Alberche y Tiétar. También aparecen bloques intermedios de relieves suaves como los de Navaquesera o Serranillos (Gutiérrez Elorza, 1994).

El clima que caracteriza al macizo central de Gredos es de tipo mediterráneo de montaña, con marcada sequía estival y alta oscilación térmica. La distribución de precipitaciones es claramente asimétrica; la entrada de vientos húmedos por el Suroeste determina unas precipitaciones que alcanzan los 1500-2000 mm en las vertientes meridionales, mientras que en las laderas orientadas al norte son notablemente inferiores (llegando a los 400 mm). Las áreas montañosas en las que se circunscribe el presente trabajo presentan precipitaciones que se estiman entre los 1000 y 1300 mm (Morla y García, 2009).

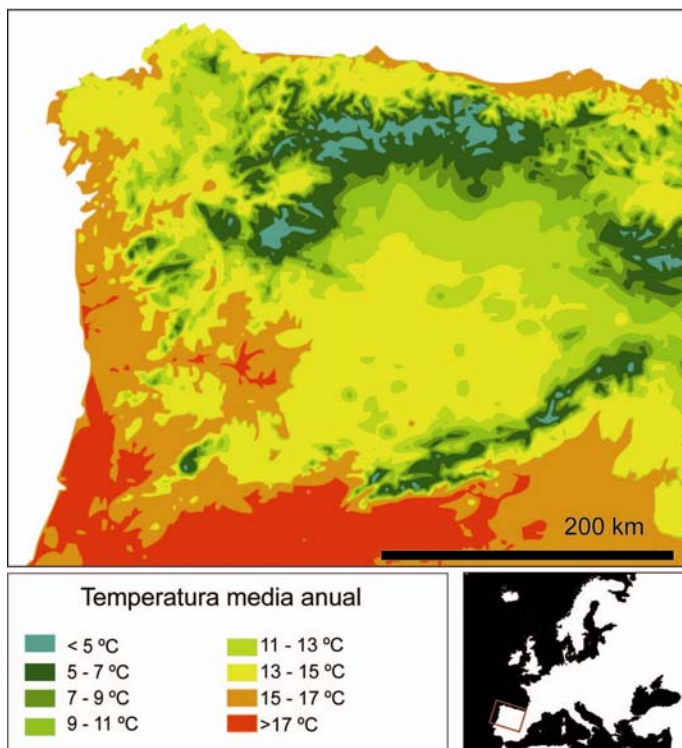


Figura 2.2.- Distribución de temperatura media anual en el cuadrante NW de la península Ibérica (modificado del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica, Ninyerola et al., 2005)

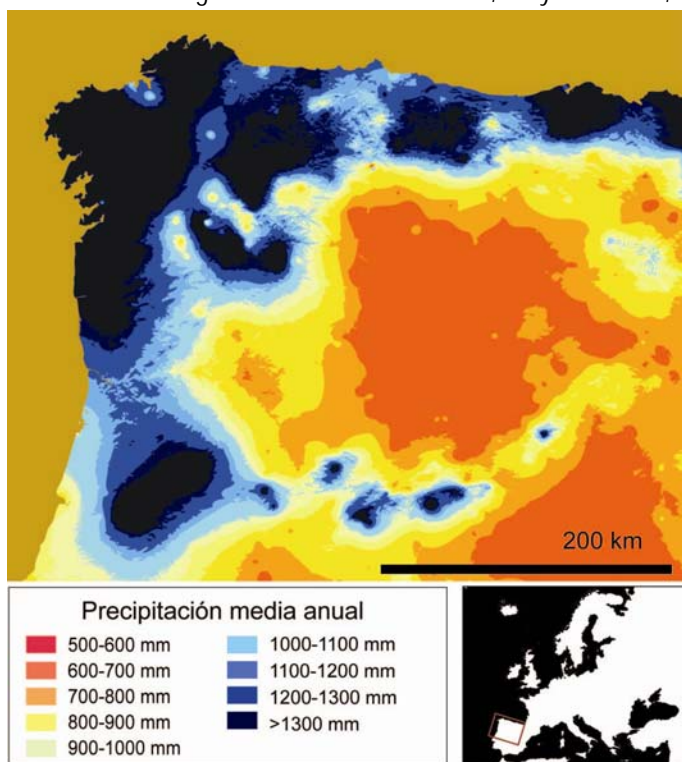


Figura 2.3.- Distribución de precipitación media anual en el cuadrante NW de la península Ibérica (modificado del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica, Ninyerola et al., 2005)

La vegetación actual en la vertiente sur está dominada por pinares de *Pinus pinaster* Aiton y robledales de *Quercus pyrenaica* L., que se extienden hasta cotas cercanas a los 1400 m de altitud, con encinares de *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp. y *Juniperus oxycedrus* L. en litosuelos y zonas de elevada pendiente. En el límite altitudinal superior del bosque, rodales aislados de *P.nigra* Arnold y *P.sylvestris* L. alcanzan los 1800 m (Génova et al., 1988; Ruiz de la Torre, 2002). Por encima de esta cota, la vegetación dominante es un matorral de leguminosas (*Cytisus*, *Genista*, *Echinopartum*) con enebros (*Juniperus communis*) y pastos de altura.

En la vertiente septentrional y la cabecera de los ríos Tormes y Alberche llama la atención la ausencia generalizada de vegetación arbórea natural, a excepción de algunos rodales de *Quercus pyrenaica* y de pinares de *P.sylvestris* y *P. nigra* ubicados en el valle de Iruelas y en las cabeceras de los ríos Tormes y Alberche (Gómez Manzaneque, 2009).



Figura 2.4.- Panorámica de la zonas montañosas del macizo central de Gredos, hoy prácticamente desarboladas.



Foto 2.5. Pinos relictos en las laderas meridionales del Macizo Central de Gredos. (Foto: Fernando Gómez Manzaneque)

La correcta interpretación de la naturalidad de estas masas requiere necesariamente de estudios paleoecológicos que aporten datos precisos acerca de su distribución, abundancia y extensión en el Holoceno. Los estudios polínicos, numerosos en las vertientes septentrionales de Gredos, reflejan un registro continuo de polen de *Pinus* entre los 1400 y los 1850 m de altitud durante este periodo (ej. Franco, 1995, 2009) . No obstante, las dificultades en la identificación de especies dentro de la sección *Diploxylon* del género *Pinus* a partir del polen (Moore *et al.*, 1991) y la naturaleza de dispersión de los microrrestos, que imposibilita determinar su origen con precisión, no permiten establecer modelos de ubicación precisa de esas masas ni determinar el rango específico de los táxones dominantes.

2.3 La cordillera Cantábrica

Los yacimientos estudiados se extienden a lo largo del área occidental de la Cordillera Cantábrica, que es el complejo montañoso de mayor entidad en el noroeste ibérico, y se sitúan en la zona de límite entre dos mundos biogeográficos diferentes, la región Circumboreal y la Mediterránea. La cordillera cantábrica y sus montañas adyacentes se extienden alrededor de cerca de 350 km también en dirección predominante Este - Oeste, discurriendo casi paralela al mar y siendo de mayor complejidad fisiográfica en la zona occidental. Las sierras de Ancares y del Caurel son extensiones de la cordillera que giran hacia el Suroeste y que por comodidad, son

referidas como parte de la Cordillera Cantábrica. La mayor altitud en el Oeste de la cordillera Cantábrica se alcanza en Peña Ubiña (2417 m), siendo pocos los picos que superan una altitud superior a 2000 m.

El clima es el principal responsable de la gran asimetría que se muestra en el paisaje entre las laderas orientadas al norte y al sur. A grandes rasgos, la divisoria de cuencas refleja una división en la cantidad de precipitación y su distribución, sobre todo debido a un efecto de sombra de lluvias. Esta diferencia llega, igual que en Gredos, a fuertes contrastes entre ambas vertientes, que llegan a alcanzar diferencias superiores a los 1000 mm por año en pequeñas zonas (de precipitaciones superiores a los 1700 mm en la fachada atlántica a los escasos 700 mm de la depresión del Bierzo). Además, las diferencias de insolación entre las dos partes intensifican las diferencias con la predominancia del efecto solana/umbría. Otro gradiente de oceanicidad se muestra en la dirección Oeste-Este, ya que los vientos húmedos atlánticos dejan más precipitaciones en las sierras occidentales que en el resto de la cordillera (Fig. 2.3). Además del clima, la topografía y la geología hacen esta zona muy diversa desde el punto de vista ecológico. En la zona occidental predominan las rocas de naturaleza silícea (pizarras, areniscas, cuarcitas), aunque también aparecen por zonas litologías calizas. La fisiografía es variable, desde montañas abruptas con profundos valles a zonas de orografía ondulada. En las zonas altas son abundantes las formas glaciares, tanto en la parte occidental de la cordillera (debido a las altas tasas de innivación por influencia de los vientos oceánicos) como en las altitudes más elevadas del resto de la Cordillera.

Como respuesta a la zonación climática y litológica, aparecen diferentes formaciones vegetales dominantes. En las zonas de clima templado y sin (o con escasa) sequía estival, se desarrollan bosques de caducifolios como robledales de *Quercus robur*, *Q. petraea* y sus híbridos (*Q x rosacea*), hayedos (*Fagus sylvatica*) sobre todo en la parte central y oriental, y abedulares (*Betula pubescens*) en las cotas superiores. En los suelos más profundos crecen bosques mixtos (formados por *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Corylus avellana*, *Acer pseudoplatanus*, las especies anteriormente citadas y otros táxones). Sin embargo, en las laderas meridionales, enclavadas ya en la región Mediterránea, dominan árboles de carácter submediterráneo, como *Quercus pyrenaica*, *Quercus faginea*, y más raramente algunas formaciones reducidas de sabinas, *Juniperus thurifera* o acebo, *Ilex aquifolium*. En ambas vertientes, las comunidades arbustivas están dominadas por ericáceas (gen. *Calluna*, *Erica*) y leguminosas (e.g. gen. *Genista*, *Cytisus*, *Pterospartum*) y presentan un estrato herbáceo bien desarrollado, frecuentemente dominado por gramíneas.

Los impactos antrópicos sobre la vegetación son especialmente importantes a la hora de entender cómo se configura el paisaje actual. La gestión de estos paisajes se ha visto influida por el uso tradicional de fuego durante los últimos siglos, como herramienta para evitar la sucesión de la vegetación hacia etapas arboladas, manteniendo matorrales y comunidades herbáceas de mayor valor pastoral en laderas, y a cotas más bajas, otros tipos de pastos fértiles (majadares, pastos de diente y de siega) sustituyendo generalmente a bosques mixtos. En los sistemas agroforestales (por ejemplo *soutos* y dehesas), el hombre ha modificado la estructura del bosque, creando patrones regulares en los que los árboles se encuentran en densidades menores de las naturales y en las que una poda intensa del árbolado favorece la puesta en luz de las copas y la creación de claros. Por último, en épocas más recientes (fundamentalmente durante el último siglo) se han llevado a cabo actividades de reforestación con coníferas y frondosas (por ejemplo, con *Pinus* spp., *Castanea*) que han influido en gran medida en la configuración de los paisajes de la zona de estudio.

3. Material y métodos

Gracias al rastreo por parte de miembros del propio equipo de investigación pero, sobre todo, de otros informantes (agentes forestales, miembros de otros equipos de investigación otras personas interesadas) fueron localizados un total de 54 yacimientos con presencia de macrorrestos y megafósiles de especies leñosas arbóreas (Tabla 3.1).

Aunque la metodología de estudio es muchas veces similar, se distinguen por su tamaño y significación paleobiogeográfica los macrofósiles de megafósiles. Técnicamente, macrofósil es el fósil vegetal visible al ojo humano (sin necesidad de aparataje óptico) que puede ser manipulado (Birks, 2007) y megafósil es el espécimen leñoso identificable con un tamaño grande o muy grande con peso de magnitud entre 10^{-2} y 10^2 kg o mayor (ver MacDonald, 2007). Aunque estrictamente los megafósiles son también macrofósiles, en este trabajo se reserva el uso del primer término para los restos pequeños, que pueden tener cierta facilidad de dispersión o movilización, y el segundo (megafósil) para restos grandes (troncos, ramas grandes, tocones o raíces) cuyo movimiento en el contexto de estudio es muy limitado.

En el momento del muestreo de yacimientos, el material fue recogido en bolsas de plástico, etiquetado y depositado en las instalaciones de la E.T.S. de Ingenieros de Montes, donde fue almacenado hasta su estudio en cámara frigorífica a 4°C para impedir en lo posible la degradación por hongos y bacterias.

3.1. Métodos de análisis de macrofósiles a partir de la anatomía de la madera

En función de la naturaleza del resto fósil y de su estado de conservación, se han aplicado tres técnicas en la preparación de las muestras para el análisis micrográfico: preparación en lámina delgada, desfibrado y fractura manual.

3.1.1. Microscopía de luz transmitida

Es la técnica de observación microscópica en la que la luz incide desde la parte inferior atravesando un condensador óptico y la preparación micrográfica, y fue empleado, tanto en material en buen estado (cuya madera fue preparada en lámina delgada), como en maderas muy degradadas o con material escaso (en la que se realizaron preparaciones de desfibrado).

Este método requiere de la elaboración cuidadosa de preparaciones para su posterior observación al microscopio. En maderas fósiles o subfósiles, frecuentemente deformadas y degradadas, los tratamientos de tinción suelen ser fuertemente agresivos sobre las estructuras del xilema y afectan a los elementos más frágiles y a la cohesión general de la muestra. Como ventaja, por este método se obtienen excelentes resultados fotográficos mediante el sencillo uso de un cuerpo de cámara específico adaptado al microscopio.

La preparación en lámina delgada es la metodología clásica de preparación para maderas y necesita el uso de microtomo de carro deslizante. Fueron cortadas láminas de entre 10 y 20 μm de grosor en los tres planos

característicos de la madera (transversal, radial y tangencial), y se siguieron, siempre que fue posible, los protocolos de tinción con safranina y montaje de las muestras descritos en (Schweingruber, 2007) siguiendo los siguientes puntos:

1. *Corte y orientación de cubos* de aproximadamente 1 x 1 cm de sección y 1.5 cm de longitud con los tres planos principales (transversal, radial y tangencial). Siempre que fue posible, se prepararon un mínimo de 3 cubos con los respectivos planos de corte para evitar las deformaciones de estas frágiles muestras.

2. *Ablandado de la madera*, necesario para efectuar los cortes micrométricos. En el caso de maderas fósiles basta con hidratar los tejidos sumergiendo las muestras en agua durante horas o pocos días.

3. *Realización de los cortes*. Para ello se sitúa el cubo en el portaprobetas del microtomo con el plano a preparar en la parte superior y se sujeta con las mordazas. La cuchilla se coloca con un ángulo en planta de entre 0 y 45°, estableciéndose un ángulo de ataque (vertical) de 10-20°. Los cortes radial y tangencial se efectúan con los elementos longitudinales en la dirección de deslizamiento del microtomo. En el corte transversal se coloca el cubo con los radios paralelos a esa misma dirección. Mientras se realizan los cortes la muestra debe mantenerse húmeda añadiendo sobre ella agua con la ayuda de un pincel que también se usará para recoger las láminas cortadas y pasarlas a un portamuestras con agua.

4. *Protocolo de tinción*. Obtenidos los tres cortes necesarios, se procede a la tinción de los mismos para mejorar la percepción de sus estructuras anatómicas. Se usa para ello una disolución de safranina compuesta por 1 g de safranina en polvo, 50 g de agua destilada y 50g de etanol de 96%, que dará un color rojizo a las muestras.

El proceso de tinción se compone de las siguientes fases:

- a) Aclarado, añadiendo hipoclorito de sodio
- b) Lavado, añadiendo agua y eliminándola unas 4 - 5 veces
- c) Reactivo, se añaden unas gotas de la disolución de safranina manteniéndola durante unos segundos.
- e) Lavado de safranina, utilizando en primer lugar, etanol en disoluciones aproximadas de 40, 75 y 96%, en varias ocasiones.
- f) Inmersión en xileno o disolvente equivalente (ej. Histoclear) para retirar el exceso de alcohol. Las muestras permanecerán en disolvente hasta el montaje

5. *Montaje y etiquetado*: en el que se colocan los cortes necesarios en el portaobjetos. Se añaden unas gotas de fijador (*Eukitt*) sobre las muestras y se coloca el cubreobjetos, dejándolo resbalar para evitar la aparición de burbujas de aire y secar a temperatura ambiente. Por último se etiquetan las preparaciones ya montadas, con pegatinas o rotulador permanente, indicando la muestra e identificación del yacimiento.

Mediante la técnica de desfibrado, hasta hoy poco usada en la identificación de restos fósiles o subfósiles, es posible observar con claridad estructuras anatómicas frágiles o de pequeño tamaño, tales como perforaciones o punteaduras. En maderas en mal estado de conservación, atacadas por hongos y en estados de pudrición avanzados, son frecuentes las ocasiones en las que no es posible la preparación de muestras en lámina delgada por lo que este método se convierte en una buena alternativa. Sin embargo, y a pesar de que en ciertos casos sería

posible la identificación de muestras siguiendo esta técnica, es preferible usarla como técnica complementaria a las de observación de lámina delgada mediante luz transmitida u observación directa por reflexión.

Para obtener las preparaciones se siguió la metodología de Schulze (1857) que consiste en tomar una astilla de la madera e introducirla en un tubo de ensayo con una solución de macerado (800 cm³ de ácido nítrico concentrado, HNO₃, 4 a 5 g de clorato potásico, K₃ClO₄, 200 cm³ de agua corriente) y se calienta al baño maría hasta que se observa que se deshace la madera, volviéndose de textura pastosa. Se pone la pasta en una malla muy fina (luz de 0.160 mm), se lava con abundante agua y se cubre la muestra.

3.1.2. Microscopía de luz incidente o reflexión

A diferencia de la microscopía de luz transmitida, en esta técnica la luz ilumina la muestra desde arriba, pasando a través del objetivo del microscopio. Esta técnica se utiliza fundamentalmente en antracología, aunque puede también ser adoptada en maderas fácilmente fracturables o con algún grado de carbonización que impida su preparación en lámina delgada.

La preparación de las muestras para el empleo de este método es más rápida que la necesaria en microscopía de luz transmitida ya que no necesita de protocolos de corte, tinción u otros tratamientos químicos previos. Sin embargo, la dificultad que entraña obtener planos regulares de observación y las limitaciones ópticas del método hacen que los resultados no siempre sean óptimos, particularmente al fotografiar la muestra con una cámara fotográfica adaptada. Los resultados empeoran sensiblemente a medida que se trabaja con un mayor aumento, al disminuir la profundidad de campo de la zona observada.

Para usar esta técnica es necesario un plano de observación regular obtenido mediante fractura manual del material, hasta conseguir obtener los tres planos necesarios para percibir los caracteres diagnósticos necesarios para su determinación. La muestra así preparada se coloca sobre un portamuestras que contenga algún material que permita una orientación del plano de enfoque y que no arañe o dañe el fragmento a observar (ej. semillas de amapola o pan rallado).

3.1.3 Identificación de las muestras.

Cada una de las muestras ha sido estudiada microscópicamente siguiendo la metodología apropiada para completar los datos necesarios para llegar al máximo grado de diagnosis. Fueron analizadas al microscopio óptico Olympus serie Bx50 que dispone de los objetivos UIS con aumentos x5, x10, x20 y x50, con oculares de gran campo de 10 aumentos y tornillo micrométrico. Las observaciones por reflexión se realizaron en modo de campo oscuro. Las fotografías se realizaron con cámaras analógicas (Olympus SC35) y digitales (Nikon, Leica) adaptadas sobre el microscopio

La identificación se realizó utilizando las claves y descripciones presentes en obras clásicas de anatomía de la madera (p. ej. Greguss, 1955; Greguss, 1959; Jacquot, 1955; Peraza, 1964; García and Guindeo, 1988; 1990, Schweingrüber, 1990, Vernet et al., 2001). En casos dudosos, las muestras fueron comparadas con preparaciones de las xilotecas de la Universidad Politécnica de Madrid (Unidades de Botánica, de Anatomía y Fisiología Vegetal, y de Tecnología de la Madera, E.T.S. Ingenieros de Montes).

En maderas y en carbones fósiles, los datos biométricos fueron usados de forma prospectiva y fueron comparados con los datos de maderas actuales. No obstante se evitó en lo posible usar este tipo de datos por tener un valor limitado para la identificación de los restos. Ésto es debido a los cambios en el tamaño de los fragmentos, que son consecuencia de los distintos procesos de degradación, presión y temperatura a los que se someten los fósiles a lo largo del tiempo. A título de ejemplo, los carbones originados por procesos de pirólisis sufren contracciones que oscilan, en función del tipo de tejido y de la temperatura de combustión, entre el 20 y el 50 %. Debe también tenerse en cuenta que los protocolos de tinción y preparación de las muestras en lámina delgada y desfibrado provocan un cambio apreciable en el tamaño de los elementos al rehidratar los tejidos. Este cambio, sin embargo, no ocurre en carbones ya que éstos no se someten a procesos de hidratación-secado de forma sistemática. En casos concretos, se ha intentado completar la observación con un estudio biométrico. Las medidas lineales fueron realizadas mediante el micrómetro incorporado en el ocular del microscopio, mientras que las medidas referidas a superficies se efectuaron sobre la pantalla de un monitor auxiliar adaptado al microscopio. En ambos casos se midieron zonas bien conservadas elegidas aleatoriamente sobre el conjunto de la muestra.

3.2. Estudio de estróbilos y frutos

Las piñas, frutos y otros restos fósiles se estudiaron mediante un análisis de morfología comparada, con los caracteres diagnósticos descritos para las especies de coníferas europeas (Castroviejo *et al.*, 1986-2011; Tutin, 1964-1980). Una vez identificado el género y el grupo se realizaron comparaciones y un estudio enfocado a diagnosis en grupos determinados, como fue el caso de los pinos montanos para la identificación del rango específico de los estróbilos colectados. Adicionalmente fueron usados restos de otros estudios de macrofósiles ibéricos en distinto estado de degradación como material de apoyo (Alcalde *et al.*, 2001; Galera, 1993; Roig *et al.*, 1997).

3.3. Estudio de anillos de crecimiento

En una selección de megafósiles, elegidos también para ser datados por radiocarbono, se obtuvieron secciones de los troncos para analizar los patrones de crecimiento a partir del estudio de sus anillos de crecimiento. Se usó, para este fin, el mismo protocolo empleado para muestras de individuos vivos. El análisis consistió en la preparación de superficies mediante lijados sucesivos con granos de lija crecientes (grano 60-80-100-120), conteo de anillos y medición de las anchuras de anillos en varios radios por sección. El número de radios medidos por sección osciló entre 3 y 6 dependiendo de la regularidad de la forma de los anillos en la sección. En secciones de árboles con patrones de crecimiento regulares, un número pequeño de radios medidos fue suficiente para recoger el patrón del crecimiento de cada árbol, pero las secciones irregulares (frecuentes en maderas de tocones) necesitaron de un examen más minucioso. Estas muestras presentaban frecuentemente alteraciones en el crecimiento que podían deberse a efectos mecánicos relacionados con las raíces (por ejemplo, madera de reacción) . La medición de los crecimientos anuales fueron llevados a cabo con la ayuda de una lupa binocular y una mesa de medición LINTAB (precisión de hasta 0,01 mm) conectado a programas específicos de procesado y análisis de datos dendrocronológicos (TSAPwin 4.64, Time Series Analysis and Presentation software)

Tras la medición de los anillos en varios radios, se sincronizaron visualmente y con uso del programa COFECHA (Holmes 1983) se comprobó la calidad de la sincronización entre muestras de la misma sección. De manera adicional, distintos parámetros fueron utilizados para validar las dataciones cruzadas, como i) el coeficiente de

variación paralela (o Gleichlaufigkeit, Eckstein et y Bauch., 1969), que permite verificar el grado de acuerdo entre dos series, ii) los valores del test de la t (t -value, Baillie y Pilcher, 1973) usado para localizar valores extremos y iii) parámetros combinación de los anteriores, como el Índice de Sincronización (*Cross Date Index*, CDI; Rinn, 1989).

3.4. Dataciones radiocarbónicas

Las dataciones radiocarbónicas de megarrestos fueron realizadas sobre piezas seleccionadas por su representatividad, dimensiones y aptitud para ser estudiadas por métodos dendrocronológicos. Fueron tomadas porciones de los anillos más periféricos de la madera (cubriendo aproximadamente, unos 20 anillos). Las edades fueron obtenidas tanto por el método radiocarbónico convencional como por AMS, en los laboratorios Beta Analytic Inc (Florida, Estados Unidos de América), QUADRU (Johannesburgo, Suráfrica), Chrono Centre (Belfast, Reino Unido). Han sido también usadas para enmarcar la cronología de ciertos restos las dataciones obtenidas por el equipo de palinología de la Universidad de Santiago de Compostela (Centrum voor Isotopen Onderzoek, Universidad de Groningen, Holanda e Instituto de Química-Física Rocasolano, CSIC, Madrid)

Las muestras fueron calibradas mediante el programa CALIB 6.0.1 (Stuiver and Reimer, 1993) con la última base de datos disponible (INTCAL 09, Reimer et al., 2009). Las fechas están presentadas como años calibrados BP y las partes datadas de cada cronología flotante producida son representadas refiriendo la zona enviada a datar con el año que cuenta con mayor probabilidad de que se corresponda con la medición radiocarbónica, siguiendo la mediana de probabilidad como Telford et al. (2004) sugieren conveniente. Se señalan los intervalos de corte para 2 sigma y un rango de probabilidad $p=1.0$ así como la mediana de probabilidad. Los datos han sido redondeados a 10 años en los casos en los que la desviación estándar de la datación radiocarbónica es mayor a 50 años. Todas las maderas datadas pertenecen a restos de *Pinus* gr. *sylvestris*.

4. Resultados

En conjunto, se han obtenido resultados de 53 yacimientos, de los cuales 41 se localizan en la Sierra de Gredos y 12 en las montañas occidentales cantábricas. En total se detectaron 8 táxones diferentes. Globalmente, se han estudiado 557 restos fósiles o subfósiles ubicados cronológicamente en el Holoceno.

4.1. Sierra de Gredos

4.1.1. Megafósiles

Los hallazgos de megafósiles arbóreos fueron recuperados en un intervalo altitudinal amplio (Tabla 4.1, Figura 4.1), comprendido entre los 1100 m (Navalacruz, Arroyo Obreguilla) y los 1900 m (Prado de las Pozas, Navarredonda de Gredos). Se detectaron 304 restos, pertenecientes a 8 táxones diferentes (Tabla 4.2), siendo *Pinus* gr. *sylvestris* claramente el más representado. En más del 80% de los yacimientos (34 de los 41) muestreados en Gredos han sido identificados restos de pinos de montaña, ubicados entre los 1300 y los 1800 m aproximadamente.

Además de *Pinus* gr. *sylvestris*, también fueron localizados restos leñosos de abedul (*Betula pubescens* tp), robles caducifolios (*Quercus* subgen. *Quercus*, muy probablemente *Quercus pyrenaica* Wild.), enebros (*Juniperus* tp), sauces (*Salix* sp.), chopos (*Populus* sp.), rosáceas maloideas (Maloideae) y restos de leguminosas arbustivas (Fabaceae) que coinciden con la anatomía de *Cytisus*, aunque otros táxones de la familia (p.ej. *Genista*, *Adenocarpus*) son semejantes y también aparecen dominando el paisaje en los matorrales de altura.

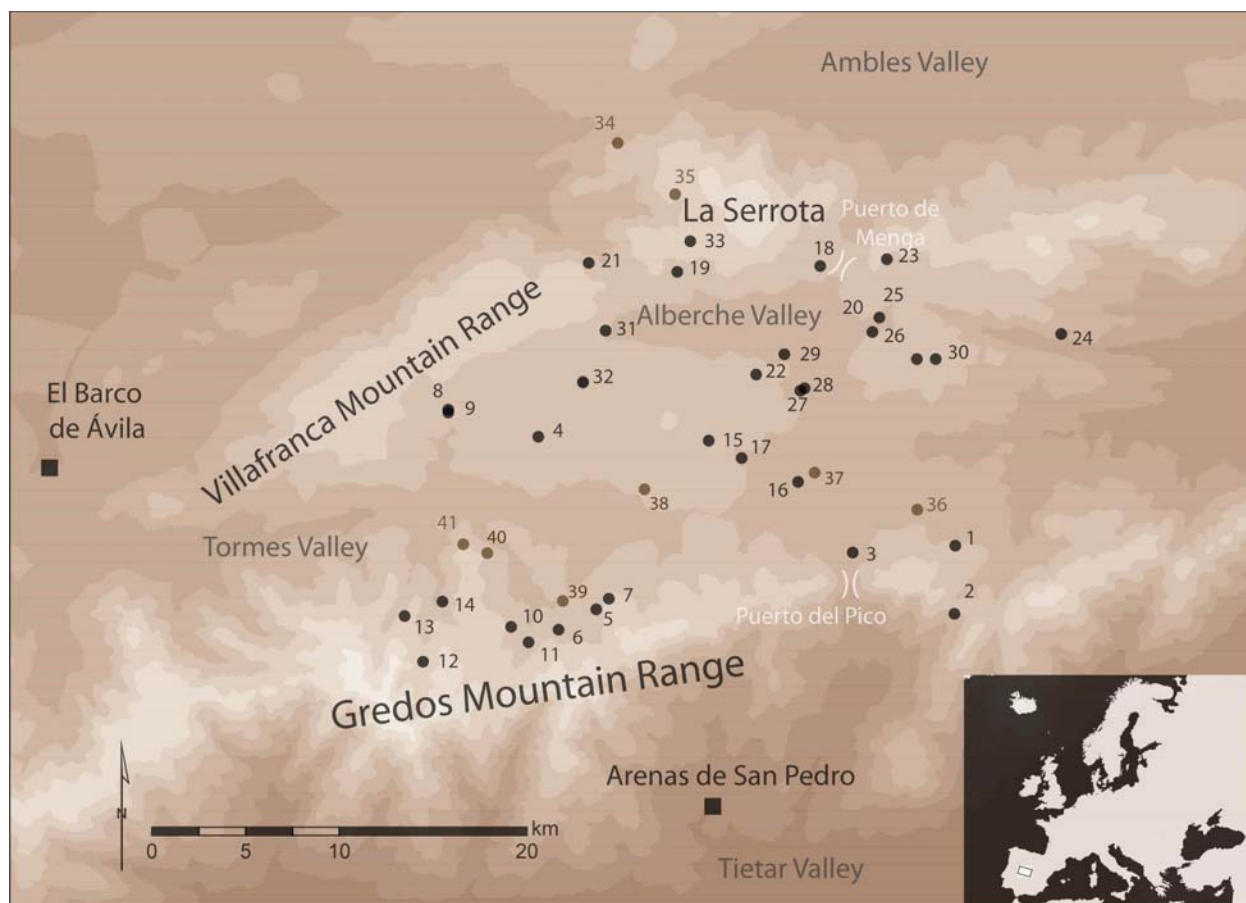


Fig. 4.1. Localización de los yacimientos estudiados en la montaña de Gredos. La notación se corresponde con la del listado de yacimientos de los pies de las tablas 4.1 y 4.2.

4.1.2. Conos y otros macrofósiles

La mayor parte de los conos recuperados correspondieron a piñas de *Pinus sylvestris*. El tipo más común de piña tiene dimensiones de 2-5 x 1.5–3.5 cm (largo x ancho). Las escamas presentaban apófisis planas o ligeramente curvadas, de forma rómbica y de ombligo mútico o muy poco mucronado. A esta descripción correspondieron 115 piñas, halladas en 5 de los 41 yacimientos muestreados: Pradogrande (Hoyos del Espino), La Cañada (Navalosa), San Juan de Gredos, El Colmenar, y Puerto de Villatoro. En este último sitio, además de las piñas de *Pinus sylvestris* fue localizada una piña de tamaño similar pero con diferencias morfológicas notables. Presentaba, entre otros caracteres, apófisis redondeadas y ombligo deprimido con mucrón excéntrico (Fig. 4.3) que corresponden inequívocamente a *Pinus nigra* Arnold (Farjon, 1984, Franco, 1986). Otros ocho restos de piñas se encontraban en un estado de degradación tan avanzado que no pudieron ser identificados hasta el rango específico.

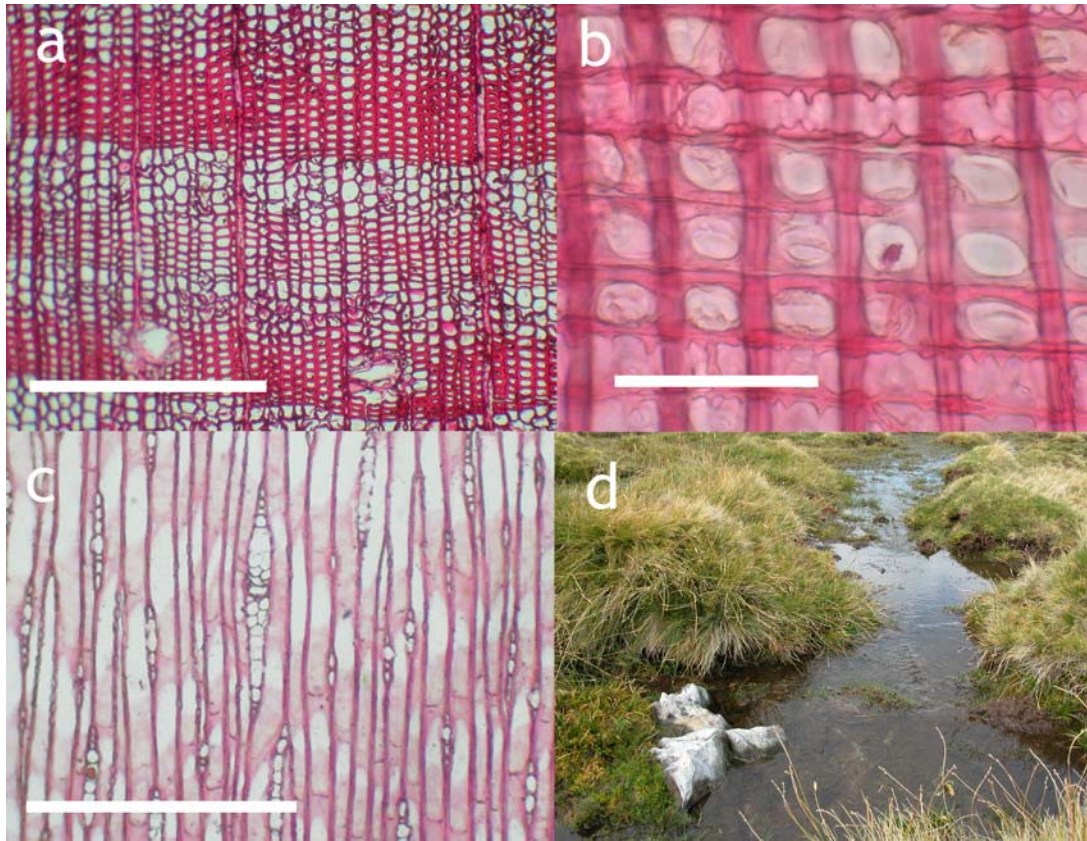


Figura 4.2. Anatomía de la madera de los restos fósiles identificados como *P. sylvestris*, a) sección transversal, barra=500 µm; b) sección radial, barra=60 µm, c) sección tangencial, barra=60 µm, d) Tocón hallado in-situ en posición de vida, en el paraje de Roncesvalles.

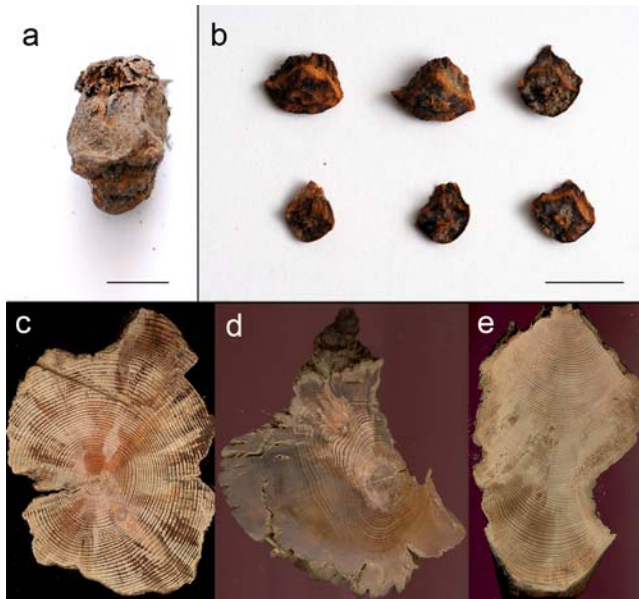


Fig. 4.3. Escamas de pino (a) identificadas como *Pinus nigra* en el puerto de Villatoro, primera evidencia fósil del táxon en el sistema central. Barra =1 cm. Las imágenes inferiores

corresponden a secciones de maderas medidas: b) Villatoro, c) y d) Navarredonda de Gredos (datadas aproximadamente en 1000 y 3500 Cal yr BP, respectivamente).

En el yacimiento de puerto de Villatoro, fueron recogidos restos de nueces de *Corylus avellana* L., especie que no vive en la actualidad en las cercanías del puerto y que sin ser frecuente en Gredos, sí aparece en puntos localizados de la Sierra. En los sedimentos analizados en el yacimiento del arroyo de las Pozas, fueron halladas numerosas brácteas y frutos de *Betula pubescens*.

Campañas hasta 2006					
Yacimientos		Longitud	Latitud	Edad (años BP)	Altitud (m snm)
San Esteban del Valle (1)		3349	44670	1815±25	1560
Serranillos (2)		3349	44631	2440±60	1580
Villarejo del Valle (3)		3296	44665	----	1380
Hoyos del Collado (4)		3129	44727	1670±40	1700
Hoyos del Espino	La Covacha (5)	3162	44638	1090±30	1750
	Pradogrande (6)	3140	44623	----	1680
	Regajo del Acarreo (7)	3166	44640	1300±60	1840
La Herguijuela	Saucal (8)	3080	44740	----	1560
	Horcajos (9)	3106	44752		1650
Navacepeda de Tormes	Dehesa del Prado de la Casa (10)	3116	44625	2085±25	1560
	Cerro Triguero (11)	3123	44618	1090±50	1630
Navalperal de Tormes	Garganta de Gredos (12)	3066	44606	970±60	1750
	Laguna del Cervunal (13)	3058	44631	4350±60	1790
	Roncesvalles (14)	3077	44638	1560±35	1570
Navarredonda de Gredos (15)		3211	44725	----	1560
San Martín del Pimpollar	Arroyo Arrovalle (16)	3265	44704	2320±40	1300
	Arroyo de las Hoyuelas (17)	3236	44715	----	1410
Cepeda la Mora (18)		3278	44817	----	1510
Garganta del Villar (19)		3201	44815	2430±15	1600
Hoyocaseiro (20)		3303	44782	----	1500
Navacepedilla de Corneja (21)		3154	44819	----	1650
Navadijos (22)		3243	44761	1750±45	1580
Navalacruz	Arroyo del Medraero (23)	3314	44821		1620
	Arroyo Obreguilla (24)	3405	44781		1110
	Astillero (25)	3308	44791	860±20	1490
Navalosa * (26)		3329	44769	----	1670
Navalsauz	La Pobedilla (27)	3258	44769	----	1440
	Huertos del Prado de la Casa (28)	3269	44753		1330
	La Llanilla (29)	3260	44758		1380
Navaquesera (30)		3338	44769	5630±70	1620
San Martín de la Vega del Alberche	Arroyo de la Piedad (31)	3164	44782	----	1500
	Arroyo de Pinorredondo (32)	3150	44757	1170±40	1645
Villafranca de la Sierra (33)		3210	44831	2830±60	1800

Tabla 4.1. Localización de los yacimientos muestreados en la Sierra de Gredos. Las dos partes de la tabla se corresponden a las dos campañas en las que los yacimientos fueron muestreados (Primer bloque, hasta 2006, segundo bloque 2007-2010). El yacimiento marcado con asterisco (Navalosa) fue muestreado en dos ocasiones. Las coordenadas geográficas (longitud y latitud) se refieren siempre al huso 30, faja T y están referidos en formato de coordenadas UTM (Datum Europeo 1950).

[illegible]

Taxa	Sites							
	34	35	36	37	38	39	40	41
<i>Pinus gr sylvestris</i>	29	12	2	26	2		5	1
<i>Pinus sylvestris</i> (conos)	47		10	15				
<i>Pinus nigra</i> (conos)	1							
<i>Juniperus sp</i>		2						
<i>Quercus subgen Quercus</i>	3							
<i>Betula sp</i>					15			
<i>Salix</i>								
<i>Cytisus tp</i>	1							
<i>Maloideae</i>								
<i>Corylus (nuez)</i>	4							

Tabla 4.2. Número de restos leñosos, conos o frutos por táxon y yacimiento. Los números de yacimiento corresponden con los de la tabla 4.1 y figura 4.1 y son: San Esteban del Valle (1); Serranillos (2); Villarejo del Valle (3); Hoyos del Collado (4); Hoyos del Espino - La Covacha (5); Hoyos del Espino - Pradogrande (6); Hoyos del Espino - Regajo del Acarreo (7); La Herguijuela - Saucal (8); La Herguijuela - Horcajos (9) Navacepeda de Tormes- Dehesa del Prado de la Casa (10); Navacepeda de Tormes - Cerro Triguero (11); Navalperal de Tormes - Garganta de Gredos (12); Navalperal de Tormes - Laguna del Cervunal (13); Navalperal de Tormes- Roncesvalles (14); Navarredonda de Gredos (15); San Martín del Pimpollar - Arroyo Arrovalle (16); San Martín del Pimpollar - Arroyo de las Hoyuelas (17); Cepeda la Mora (18); Garganta del Villar (19); Hoyocasero (20); Navacepedilla de Corneja (21); Navadijos (22); Navalacruz- Arroyo del Medraero (23); Navalacruz- Arroyo Obreguilla (24); Navalacruz- Astillero (25); Navalosa (26); Navalsauz -La Pobedilla (27); Navalsauz -Huertos del Prado de la Casa (28); Navalsauz -La Llanilla (29); Navaquesera (30); San Martín de la Vega del Alberche - Arroyo de la Piedad (31); San Martín de la Vega del Alberche - Arroyo de Pinorredondo (32); Villafranca de la Sierra (33); Villatoro (34); Tribunales (35); El Colmenar (36); San Juan de Gredos (37); Navarredonda (38); Arroyo de las Pozas (39); Garganta Cepeda (40); Las Chorreras (41)

4.3. Dataciones radiocarbónicas y series de anillos de megafósiles

Un total de 27 dataciones radiocarbónicas sobre maderas de pino demuestra que los materiales se reparten los últimos 6500 años, aunque la mayor parte de los restos se concentran en los tres últimos milenios. Las muestras están sobre todo concentradas en tres periodos concretos: 800-1200 Cal BP, 1500-2000 Cal BP y 2400-2600 Cal BP. La datación radiocarbónica realizada en la piña de *Pinus nigra*, indica que la especie estuvo presente en las vertientes septentrionales del macizo de la Serrota (Gredos) alrededor de 1569-1729 años Cal BP (1756±25 BP UBA-17597).

Se dispone hoy de datos de un total de 102 series de crecimiento de individuos fósiles (de los cuales 66 fueron obtenidos en el marco de la presente tesis doctoral), obtenidos de 26 árboles que fueron, todos ellos, datados mediante radiocarbono y sus series sincronizadas por cada árbol. Las series presentan unos valores de sensibilidad media (MS) que oscilan entre 0.10 y 0.32. Excluyendo las muestras de individuos jóvenes (menores de 70 años), todas las series tienen valores de sensibilidad media mayores de 0.17, que son comparables al rango

observado en las cronologías de individuos vivos existentes para *Pinus sylvestris* y *P. nigra* en el centro peninsular (Richter et al. 1991, Génova et al., 1993, Benso 2007, Moya 2008).

Por el momento, no han sido encontradas muestras susceptibles de análisis dendrocronológico durante los periodos 500-700 Cal BP, 2000-2300 cal BP (estos dos periodos son críticos puesto que son imprescindibles para enlazar el grueso del material fósil con los individuos vivos), 2700-3400 Cal BP y ya un periodo final más amplio, entre ~4000 y ~6000 cal BP.

Cuatro secciones de troncos recuperados de vigas de antiguas casas en Navarredonda de Gredos, fueron datadas alrededor de 450 Cal BP. Este material arqueológico es una posible fuente de datos para prolongar las series de crecimiento de individuos vivos, que cubren en la sierra de Guadarrama los últimos 5 siglos (Génova, 2000) y que ya han comprobado su utilidad para datar maderas históricas (Génova et al., 2011).

4.2. Montaña Occidental Cantábrica

4.2.1. Macrofósiles leñosos y megafósiles

En la montaña occidental cantábrica, fueron obtenidos un total de 259 restos subfósiles de 12 yacimientos diferentes (Fig. 4.4), de los cuales unos 125 restos corresponden a troncos, ramas o raíces. Su estudio histológico permitió identificar seis táxones diferentes (Tabla 4.3).



Fig. 4.4.-Localización de los yacimientos de la montaña occidental cantábrica

En los yacimientos más occidentales (los correspondientes a las sierras de Ancares y Courel) las muestras halladas correspondieron fundamentalmente a ramas de tamaño pequeño y medio, y su estudio anatómico raramente mejoró la información taxonómica proporcionada por los análisis polínicos. Todas las muestras de esa zona occidental fueron identificadas como frondosas (angiospermas dicotiledóneas, Tabla 4.3). Sin embargo, los megafósiles recuperados en las comarcas de Laciana, Babia y la porción central de la cordillera Cantábrica fueron identificados como pertenecientes a coníferas, no encontrándose restos de frondosas.

	Madera procedente de troncos	Ramillos	Ramas, raíces y árboles inclinados	Piñas	Fragmentos de carbón	Táxones identificados
Lagoa de Lucenza		8	10			<i>Salix atrocinerea</i> tp.
A Golada	4	1				<i>Betula pubescens</i> tp.
		5				<i>Erica arborea</i> tp.
		4				<i>Betula pubescens</i> tp.
		4				<i>Quercus</i> sp (caducifolio)
Suarbol		2	1			<i>Betula pubescens</i> tp.
Brañas de Lamela			13			<i>Betula pubescens</i> tp.
Balouta					5	<i>Cytisus</i> tp.
					15	<i>Quercus</i> sp (deciduous)
Sosas	2					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Mena	1					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Vega de Viejos	7	18	11	134		<i>Pinus sylvestris</i> <i>Betula pubescens</i> tp <i>Salix atrocinerea</i> tp.
Riolago	3					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Torrestío	1					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Aralla	1					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Riopinos	8					<i>Pinus gr. sylvestris</i>
San Feliz de las Lavanderas	1					<i>Pinus gr. sylvestris</i>

Tabla 4.3.- Frecuencias absolutas de táxones e identificaciones en los yacimientos de la montaña Cantábrica occidental.

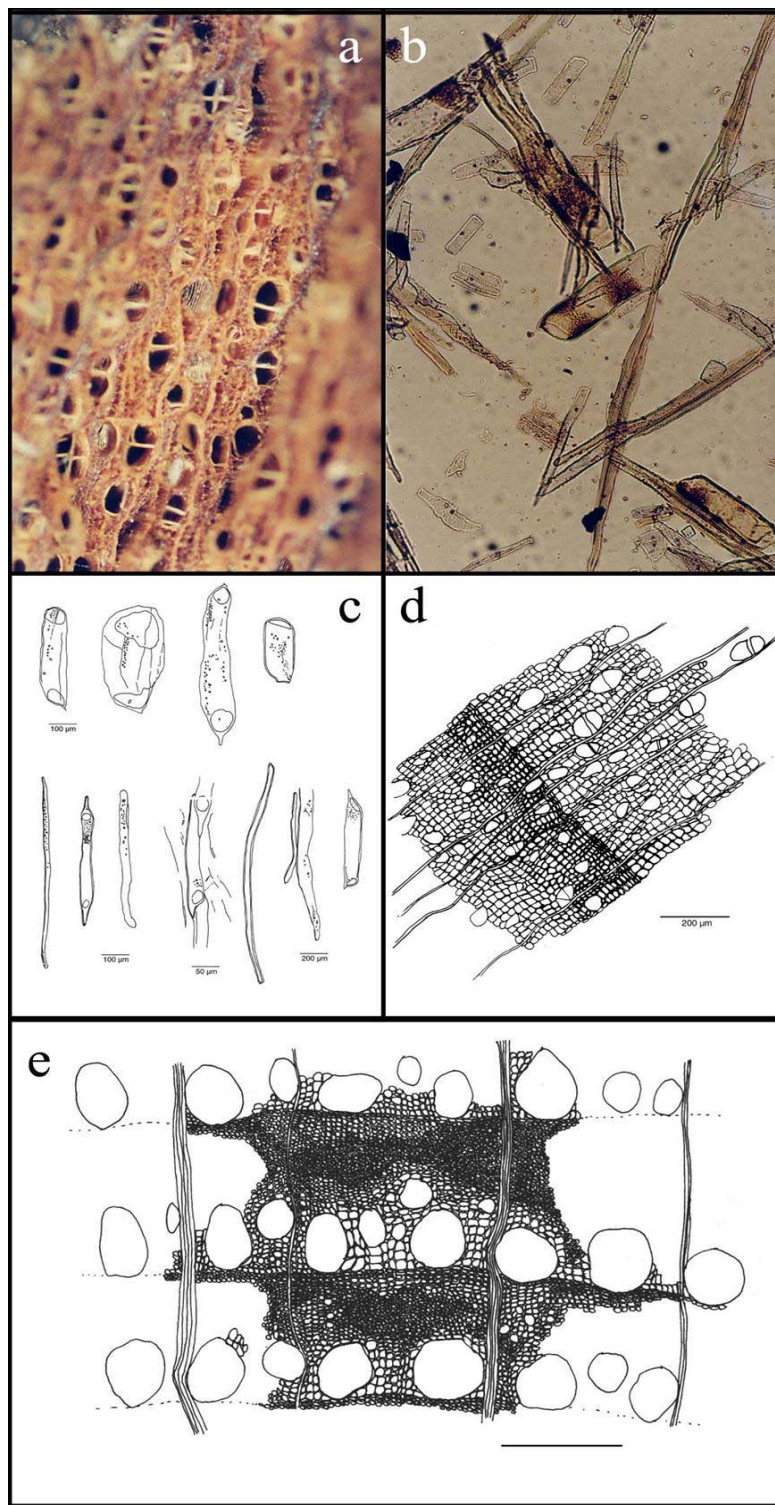


Figura 4.5. Micrografías y dibujo de cuatro táxones caducifolios identificados en los yacimientos cantábricos a) *Betula*, sección transversal, b y c) *Quercus* caducifolio, elementos observados por maceración d) *Salix* sp. y e) Leguminosae (*Cytisus scoparius* tp.).

4.2.2. Conos

Sólo fueron hallados conos en uno de los yacimientos (Vega de Viejos). De los que presentaban caracteres suficientes como para ser identificados hasta el rango específico todos compartían los mismos caracteres: piñas sésiles o muy ligeramente pedunculadas, ovoides y simétricas en caso de estar abiertas, ovoideo-cónicas cuando se hallaron cerradas. Sus apófisis eran planas o ligeramente curvadas y de forma rómbica, mientras que el ombligo era mútico o muy escasamente mucronado. Las escamas de la zona media y tercio superior (excluyendo las que rodean la zona de inserción) presentaban los caracteres más claros para la identificación a rango de especie. Concordantes con esta descripción, fueron halladas 95 piñas, identificadas como *P. sylvestris* siguiendo las descripciones publicadas para la especie (por ejemplo, Farjon, 1984 y Franco, 1986). Un mal estado de conservación de otras 39 piñas no permitió una identificación clara, aunque a grandes rasgos, sus caracteres eran similares a las de las piñas identificadas como *P. sylvestris*. Además de las piñas, fueron también hallados numerosos piñones de unos 3-4 mm con ala de 11-14 mm de longitud.

4.3. Dataciones radiocarbónicas

La datación por radiocarbono reveló que las edades de los materiales recogidos abarcó el período comprendido entre ~ 9400 ~ 1100 Cal BP (Tabla 4.4). La mayoría de las muestras, sin embargo, corresponden a mediados y finales del Holoceno. Datados en el Holoceno inicial sólo se localizaron megafósiles en el yacimiento de Riolago, donde también fueron halladas muestras del Holoceno medio ~4000 BP).

Código de laboratorio	Yacimiento	Material	Método de datación	Especies detectadas en el yacimiento	Edad radiocarbónica (años BP)	Edad calibrada 2σ (años cal BP)	Mediana de probabilidad (años cal BP)
CSIC-1116 *	Suarbol	Turba	Radiométrico convencional	<i>Betula pubescens</i> tp.	1250±25	1086-1272	1211
Beta-263692	Mena	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	1490±60	1299-1518	1384
UBA-17596	Aralla	Madera	AMS	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	1659±26	1445-1689	1559
Beta-169212	Riopinos	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	2040±60	1871-2150	2005
CSIC-1115 *	Brañas de Lamela	Turba	Radiométrico convencional	<i>Betula pubescens</i> tp.	3090±35	3218-3381	3313
GrN-21453 *	A Golada	Madera	Radiométrico convencional	<i>Betula pubescens</i> tp. <i>Salix atrocinerea</i> tp.	3390±40	3485-3816	3636
GrN-22829 *	Lagoa de Lucenza	Turba	Radiométrico convencional	<i>Salix atrocinerea</i> tp., <i>Betula pubescens</i> tp. <i>Quercus</i> sp. deciduous	3710±50	3903-4227	4050
Beta-169211	Riolago	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	3910±60	4155-4517	4338
Beta-169214	Torrestío	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	4080±70	4424-4821	4602
GrN-20823	Balouta	Carbón	Radiométrico convencional	<i>Quercus</i> sp. deciduous <i>Cytisus</i> tp.	4280±40	4711-4965	4850
Beta-179064	Sosas	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	4490±60	4891-5313	5145
Beta-169213	Riopinos	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	5180±70	5747-6178	5943
Beta-179063	Sosas	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	5530±70	6192-6463	6334
UBA-17595	San Feliz de las Lavanderas	Madera	AMS	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	5742±31	6453-6636	6539
Beta-169210	Riolago	Madera	Radiométrico convencional	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>	8190±60	9007-9396	9151

Tabla 4.4. Dataciones radiocarbónicas realizadas en los yacimientos en los que fueron obtenidos los macrofósiles. Las fechas señaladas con (*) fueron publicadas con anterioridad en Muñoz Sobrino et al., (1997, 2001).

5. Discusión

5.1. Nuevos datos de maderas fósiles holocenas en las montañas ibéricas: consideraciones biogeográficas.

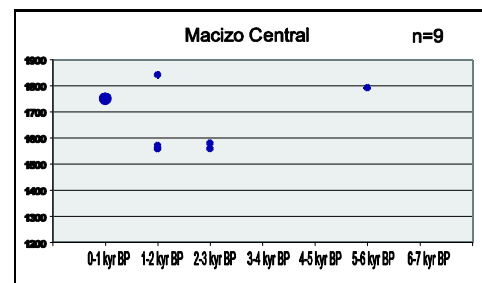
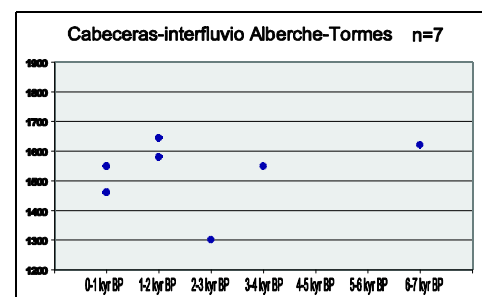
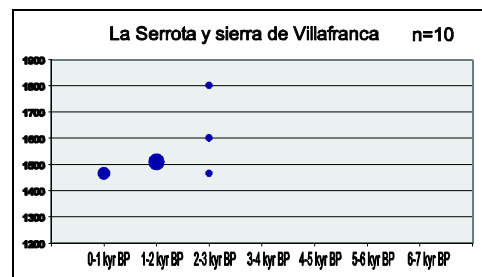
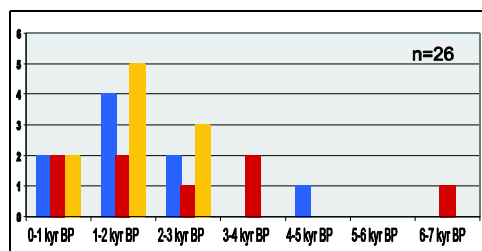
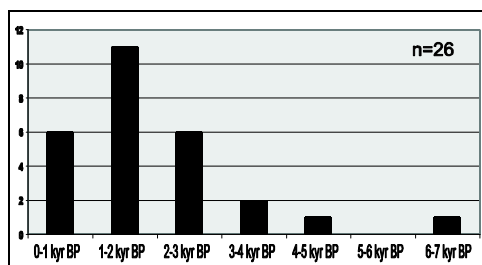
La precisión alcanzada tanto por la identificación taxonómica como en la localización y origen de los restos subfósiles permite reconstruir la distribución pasada de una parte relevante de la vegetación arbórea en la montaña Cantábrica occidental y la sierra de Gredos. Los datos relativos al género *Pinus* son de especial interés, dada su escasa representación actual en el paisaje vegetal de esas zonas montañas y debido a que los límites naturales occidentales tanto de *Pinus sylvestris* como de *Pinus nigra* se sitúan hoy en las cordilleras objeto de este estudio.

La evidencia fósil acumulada de los yacimientos estudiados en las montañas cantábricas y sierra de Gredos sugiere que los pinos montanos han sufrido una severa contracción en su área de distribución en zonas montañas ibéricas durante los últimos milenios. Los datos disponibles a partir de macrorrestos y megafósiles son coherentes con otras reconstrucciones paleobotánicas (incluyendo las obtenidas a partir de estudios polínicos y antracológicos) y sugieren que *Pinus sylvestris* pudo participar de manera más abundante en la vegetación natural que *Pinus nigra*. No obstante, los datos a nivel específico del área cantábrica son aún muy escasos, ya que solo ha sido hallado un yacimiento con presencia de piñas que hayan permitido obtener precisión inequívoca en cuanto a su identificación. La información de origen histórico también apoya la idea de persistencia de los pinos e incluso revela que sobrevivieron ampliamente durante el periodo histórico (ver Manuel y Gil, 1991; Manuel et al, 2003; Ezquerro y Gil, 2004, García, 2009).

En la sierra de Gredos, los restos localizados documentan la persistencia de los pinares en el área durante los últimos 6500 años, aunque la mayor parte de los restos se concentran en el periodo 3500-1000 años cal BP. El rango altitudinal del piso de pinares de Gredos parece haber sido también estable durante este tiempo, manteniéndose comprendido entre los 1200 y los 1850 m de altitud. En la sierra de Guadarrama, zona del sistema Central en la que los pinares montanos alcanzan una mayor área y mejor estado de conservación, este rango altitudinal es más amplio, principalmente en lo relativo al límite superior, ya que alcanzan ocasionalmente los 2200 m (por ejemplo, en la falda suroccidental del pico Dos Hermanas). En lo que respecta al límite inferior de los pinares montanos, el registro fósil sugiere que se sitúa unos 400 m por debajo del que tradicionalmente ha sido considerado por la escuela fitosociológica, situado en rango comprendido entre los 1600-1800 m (e.g. Rivas Martínez, 1982, Izco,

1984). Según los autores de esta escuela, el intervalo comprendido entre los 1300 y los 1800 m ocuparía zonas en las que la vegetación potencial estaría dominada por *Quercus pyrenaica* (ej. Sanchez Mata, 1989).

Los restos de pino localizados a mayor altitud se corresponden también con las áreas montañosas de Gredos más elevadas (Figura 5.1), lo que sugiere que en algunos macizos, los límites altitudinales se encontrarían condicionados más por la altitud de las montañas que por los requerimientos de los pinos, que presumiblemente habrían sido capaces de persistir a mayor altitud si ésta hubiera existido.



número de restos: • 1 • 2-5 • 5

Figura 5.1. Distribución por edades, por milenios Cal BP, de las maderas de *Pinus gr. sylvestris* en Gredos. La imagen superior es una síntesis para toda la montaña, la segunda, representa la distribución por localización (en azul, Serota y Villafranca, rojo, cabecera-interfluvio Tormes y Alberche, amarillo, Macizo Central)

El análisis global de los datos no permite detectar indicios de migración altitudinal o espacial durante la segunda mitad del Holoceno, indicando una muy leve respuesta a las posibles oscilaciones climáticas que hubiesen podido ocurrir durante ese periodo. Asimismo, los modelos de predicción de hábitats son coherentes con dicha interpretación ya que las áreas potenciales se habrían mantenido relativamente estables si se comparan las áreas de distribución modelizadas de 6000 años BP y el presente (Benito Garzón et al., 2007, 2008, Fig. 5.2).

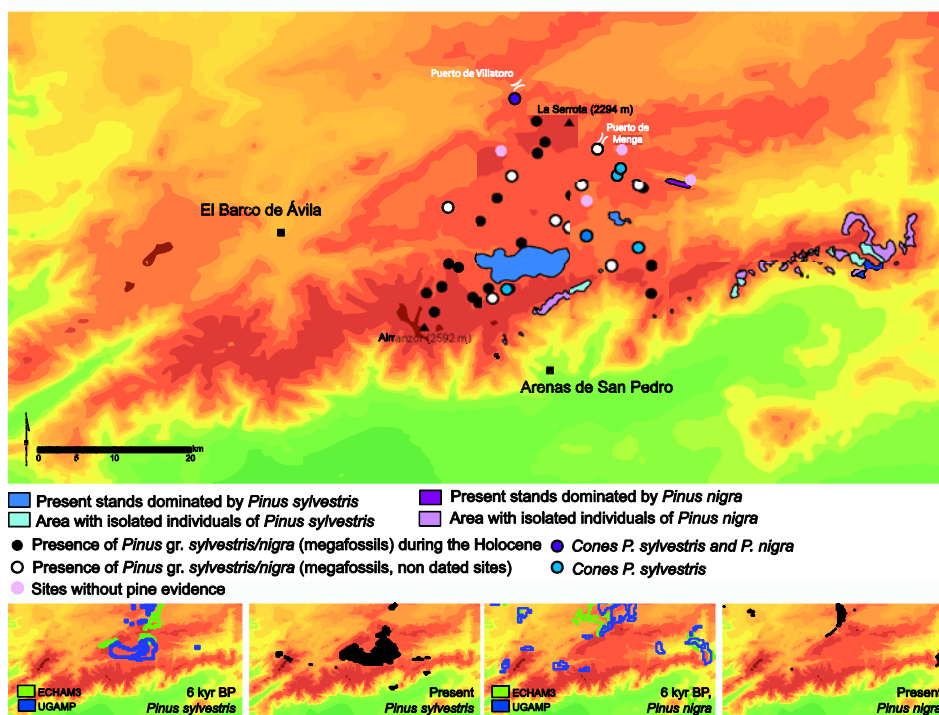


Figura 5.2. Localización de masas actuales de pinos y yacimientos Holocenos en las montañas de Gredos. Las figuras pequeñas del margen inferior corresponden a la modelización de área potencial para 6 kyr BP y la actualidad, según Benito-Garzón et al. (2007, 2008).

Los resultados obtenidos de los estudios paleopolínicos apoyan igualmente la dominancia de pinares en las montañas de la zona central de la península Ibérica durante el Holoceno medio y final (Franco-Múgica et al. 1997, 1998, Andrade et al., 2007, Franco, 2009, López Merino et al., 2009). Los datos de los yacimientos de Villatoro y Tribunales reflejan además, una mayor extensión del área de distribución de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en las estribaciones más septentrionales de estas montañas. El registro palinológico de *Pinus* también indica la presencia de pinares en las zonas más occidentales del Valle Amblés, probablemente en las cabeceras del Adaja y sus afluentes. Los datos de los yacimientos cercanos (López Sáez et al., 2009) reflejan una presencia moderada de

pinares (más del 60% del espectro polínico) a altitudes medias (Narrillos del Rebollar), aunque los bajos porcentajes (~20%) de los yacimientos situados a menores altitudes (e.g. Batuerna) o incluso la ausencia de señal en otras localidades más orientales hacen pensar que en esas zonas, los pinares estuviesen localizados a altitudes medio-altas (por encima de los 1400 m aprox).

El único dato subfósil disponible para *Pinus nigra* en el sistema Central es el obtenido en la zona más septentrional de las montañas de Gredos, en el puerto de Villatoro. De acuerdo con los modelos predictivos (Benito Garzón et al., 2007) este área al norte de la Serrota es óptimo para la presencia de *Pinus nigra* (Fig. 5.2) a diferencia del Macizo Central de Gredos (en las que actualmente se encuentran las poblaciones relictas de la especie). Las poblaciones actuales de *Pinus nigra* crecen raramente sobre suelos silíceos, siendo excepciones las poblaciones ibéricas más occidentales que quedan localizadas sobre todo en la sierra de Gredos (Valle de Iruelas, Navalacruz y rodales dispersos en las laderas meridionales del macizo central, ver Fig. 5.2), pero también en la sierra de Guadarrama (cuerda de Cuelgamuros) y en la Submeseta Norte Ibérica (márgenes de los ríos Cega y Duratón). Recientemente han sido también localizados restos fósiles de *Pinus nigra* en los bordes orientales de la Submeseta Ibérica Norte (García Amorena et al., 2011), que indican que su presencia en las zonas periféricas de la meseta fue probablemente mucho más importante que lo que es en la actualidad. Este patrón parece también manifestarse en otras áreas del Sur y Este de la Península, dada la información de yacimientos arqueológicos (ver, por ejemplo Badal et al., 1994, Alejano y Martínez Montes, 2006) y es también sugerido por abundantes datos polínicos (por ejemplo, Carrión et al., 2001, Anderson et al., 2011). Sin embargo, la muchas veces común ausencia de información taxonómica precisa en el registro paleoecológico aún no aclara cuál fue el papel concreto de *Pinus nigra* en zonas altamente antropizadas en los últimos siglos, como pueden ser las altitudes medias del Cerrato o las montañas Cantábricas (García Antón et al., 2011, Rubiales et al., en prensa).

Los hallazgos cantábricos incrementan la información sobre macrorrestos en la región, cubriendo zonas hasta hoy inexploradas desde esta perspectiva metodológica y ofreciendo nuevas dataciones radiocarbónicas holocenas de distintos táxones leñosos dominantes en la dinámica vegetal cantábrica durante los últimos milenios. A diferencia de la sierra de Gredos, los pinares montanos están hoy prácticamente ausentes en la zona occidental cantábrica, por lo que los nuevos datos de *Pinus* gr. *sylvestris* evidencian una más amplia existencia de bosques que han desaparecido en unos pocos milenios.

A grandes rasgos, los nuevos datos de macrofósiles presentan una cierta coherencia con los registros polínicos (Muñoz Sobrino et al., 1997, 2001). En los yacimientos localizados en el límite occidental de la montaña cantábrica (Lagoa de Lucenza, A Golada, Brañas de Lamela, y Suárbol) en los que los macrorrestos fueron recuperados de los mismos yacimientos de los que fueron obtenidas las secuencias polínicas, los restos leñosos correspondieron,

generalmente con el táxon dominante en la zona del registro en la que fueron hallados, confirmando por tanto su existencia a escala local (Fig. 5.3).

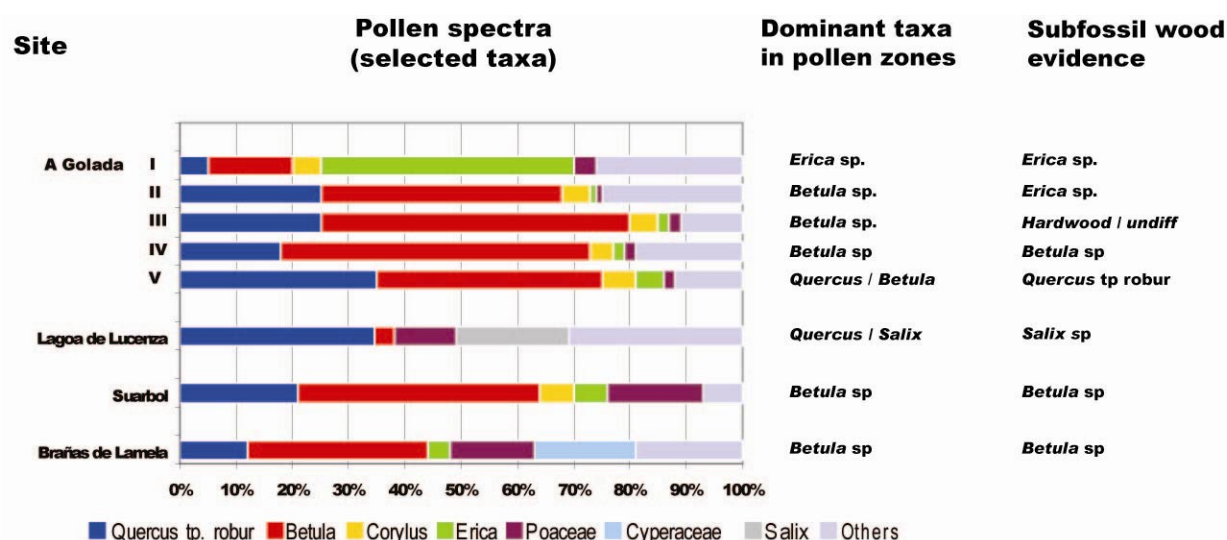


Figura 5.3. Comparación entre resultados polínicos (Muñoz Sobrino et al., 1997, 2001) y maderas subfósiles.

En el resto de los casos, la comparación de los datos de macrofósiles con los polínicos de los yacimientos polínicos afines más cercanos también mostró una correspondencia clara, aunque la información derivada de macrorrestos fue capaz de detectar presencia local de pinos en casos en los que los porcentajes polínicos eran de medios a bajos. Concretamente, en el caso de *Pinus*, registros holocenos de polen menores del 15% son interpretados como transporte a larga distancia, fundamentalmente debido a la gran producción y dispersión de este tipo polínico (ej. Andrade et al., 1994, García Antón et al., 2006). La distinta representación de *Pinus* en macrorrestos y polen, puede también ser el reflejo de una distribución diversa de tipos de vegetación, dada la alta variabilidad ambiental que pudo existir en la región. Otra interpretación para explicar la existencia de porcentajes moderados de *Pinus* en los diagramas polínicos holocenos fue la dispersión a larga distancia (p. ej. Watts, 1986; Puente García et al., 1998), de pólenes supuestamente originados en las poblaciones de Lillo.

En las montañas noroccidentales Ibéricas se han registrado importantes porcentajes de polen de pino desde el Tardiglaciario (unos 17,000 años cal BP, Muñoz Sobrino et al., 2007). Los depósitos que cubren el final del Pleistoceno registran un papel principal de *Pinus* y *Betula* en la vegetación arbórea, siguiendo un patrón común extrapolable prácticamente al resto de territorios ibéricos (Maldonado, 1994; Turner y Hannon, 1998, Ramil Rego et al. 1998; Muñoz Sobrino et al., 2004, 2007, Rubiales et al. 2010). En los sedimentos tardiglaciares del área de Lago de Sanabria (1050 m) fueron también hallados numerosos macrorrestos de *Pinus* y frutos de *Betula*, desapareciendo al final del Holoceno temprano (Turner y Hannon, 1988). Otros macrorrestos de *Pinus sylvestris* fueron localizadas

en el yacimientos de Lago de Ajo (a unos 1570 m de altitud) durante el Holoceno medio y final (después de 8500 años BP (McKeever, 1984, Allen et al., 1996).

5.2. El decaimiento de los pinares durante el Holoceno: posibles causas.

Los datos palinológicos indican que el cambio climático ocurrido durante el Tardiglaciario-Holoceno temprano propició una expansión generalizada de las frondosas en detrimento de los pinares, que ocurrió de manera bastante más acusada en áreas con climas de matiz oceánico (e.g. Van der Knaap et al., 1995, Muñoz Sobrino, 2007). Aunque el proceso dominante puede estar condicionado por una sucesión autogénica (dirigida por factores abióticos, probablemente derivada de una mejor capacidad competitiva de las frondosas) la llegada de inviernos más templados y húmedos en climas oceánicos también podría haber afectado a la capacidad de supervivencia y reclutamiento de los pinos montanos, en el mismo modo que ocurre con *Pinus sylvestris* en latitudes más altas aunque en un marco ambiental muy diferente (Crawford et al., 2003, Crawford 2005). Estos datos son coherentes con el patrón de disimetría en la presencia de *Pinus* durante el resto del Holoceno, siguiendo un marco macroclimático en el que los registros de las áreas más oceánicas (orientadas al oeste o al norte) muestran un decaimiento temprano de los pinares. Este patrón de decaimiento temprano ocurre, entre otros, en los yacimientos de Sierra de Estrela (Van der Knaap et al., 1995, Muñoz Sobrino et al. 2007).

La persistencia a largo plazo de los pinares pudo verse favorecida en los ecosistemas montanos con un clima más seco y de matiz más continental, como los localizados en las vertientes interiores orientadas hacia la submeseta norte (meridionales en el caso de la cordillera cantábrica, septentrionales en el caso de la Sierra de Gredos). La longevidad de las especies de pinos montanos ha podido también contribuir a la persistencia de estas comunidades a lo largo del tiempo. En varias poblaciones ibéricas, la longevidad de individuos supera los 500 años (por ejemplo Creus, 1998, 1991, Génova, 1998, 2000, Génova et al 1998, Andreu-Hayles et al., 2011) hecho que hasta cierto punto podría compensar la existencia de largos periodos sin reclutamiento (García y Zamora, 2003). Además de esto, los pinares pueden persistir con comodidad en histosoles y otros suelos con horizontes ácidos ricos en humus. Además de en Mena, Aralla, Riopinos y Vega de Viejos, los pinares mantuvieron presencia durante el Holoceno final en otros yacimientos más orientales como los de Cevico Navero (Roig et al., 1997), Lillo (García Antón et al., 1997; Muñoz Sobrino et al., 2005) y otras localidades en las cabeceras de los ríos Porma, Curueño y Esla (Sánchez Hernando, 1999).

Los factores abióticos no son sin embargo los únicos que explican la dinámica de la vegetación postglaciar en los territorios ibéricos. La deforestación provocada directa e indirectamente por la actividad antrópica parece haber tenido un papel preponderante desde que el hombre empezó a actuar de forma intensa en el territorio (algo que varía en función de las zonas, pero que se asume de forma generalizada a partir del Holoceno medio) y que se incrementaría, sobre todo en estas áreas montanas en los últimos 1500 años, con el auge de la actividad ganadera en el periodo con la llegada del Concejo de la Mesta. Por otra parte, los procesos de persistencia podrían también haberse alargado por inercia de los pinares que, al haberse establecido de manera generalizada antes que otras frondosas, contaron con ventaja frente a procesos competitivos que no estuviesen claramente desequilibrados en su contra. Es la llamada competición preventiva (traducción literal del "pre-emptive competition" Hallam, 1987) que implicaría que una vez que los pinos montanos se establecen son capaces de aguantar el empuje de otras especies competitivamente parecidas o ligeramente más competitivas, impidiendo una sucesión vegetal en la que la formación acabaría dominada por especies umbrófilas (de sombra o temperamento delicado). La actividad antrópica podría haber desestabilizado un equilibrio estable, provocando (junto con los demás factores) cambios importantes en el paisaje. La naturaleza, magnitud y severidad de estos cambios variaron a lo largo y ancho del territorio, pero afectó de manera generalizada a las montañas de la Península Ibérica.

Los cambios en la frecuencia e intensidad de los fuegos (tanto en aquellos de origen antrópico como natural), su combinación con el pastoreo, la tala selectiva o la puesta en cultivo de parte de zonas montanas, pudieron haber afectado negativamente a los pinos de montaña, como perturbaciones favorecedoras de otras comunidades más resilientes (ej. pirófitas y rebrotadoras). De los anteriores, el fuego es quizá el candidato más firme entre los factores que explican la fuerte retracción de estos pinares durante el Holoceno (ver Figueiral y Carcaillet, 2005, Morla et al., 2009, López Merino et al., 2009, Rubiales et al., en prensa), aunque los procesos antrópicos y su marco cronológico preciso no hayan sido explorados aún más que de una forma superficial.

5.3. El caso de los pinares de las montañas centrales y noroccidentales ibéricas en el contexto peninsular y europeo

Las especies de pinos montanos tienen un área de distribución disyunta en la península Iberia, siendo marginales sus poblaciones más occidentales y meridionales. Sus historias paleobiogeográficas presentan diferencias entre las regiones central y occidental ibéricas, supuestamente debidas a las diferencias climáticas imperantes. Más allá de las montañas centrales y noroccidentales ibéricas, la historia de los pinares montanos de otros territorios (Sistemas Béticos o Pirineos) han sido también objeto de detallados estudios fundamentalmente basados en datos polínicos.

En las cordilleras Béticas, el momento de inicio de la influencia antrópica intensa varía de forma acusada. Además, la actividad del fuego parece haber estado superpuesta a una tendencia de aridez creciente durante la segunda mitad del Holoceno (Gil-Romera et al. 2010). El registro polínico con microcarbones de Gádor sugiere que los pinares se hayan sometido a numerosas respuestas de tipo umbral, por lo general resilientes, durante los últimos cuatro milenios que han finalizado con un decaimiento como consecuencia de eventos de fuego durante los últimos 1700 años aproximadamente (Carrión et al. 2003). El diagrama polínico de Baza (Carrión et al. 2007) nos aporta otro buen ejemplo de declive de pinares, que sufren una contracción continua intensamente ligada a los sucesivos desarrollos de civilizaciones a lo largo del tiempo. En conjunto, las respuestas negativas de los pinos durante el Holoceno final parecen estar muy relacionadas con los efectos conjuntos de regímenes de fuego y actividad humana (Gil-Romera et al. 2010).

En las vertientes septentrionales de Pirineos la historia de la vegetación durante el Holoceno es relativamente bien conocida y en ellas los pinares de montaña parece que no tuvieron un papel dominante. Por el contrario, en la parte de la cordillera orientada al sur, (que por cierto, ocupa mayor extensión territorial y diversidad de hábitats), la información es aún limitada, a pesar del esfuerzo realizado en los últimos años para profundizar en el conocimiento de la historia de la vegetación durante el Holoceno (Ejarque et al. 2009, 2010; Pelachs et al. 2009; Bal et al. 2011; Rull et al. 2011). Durante el Holoceno los pinos montanos parecen haber sido dominantes y sus comunidades estables en las zonas centrales (más continentales) que en las periféricas de influencia costera.

Los datos disponibles vinculan el incremento en el uso del territorio y de la señal de incendios con una tendencia general de decaimiento de los pinares. Esos eventos se concentran generalmente alrededor del segundo milenio BP (ver por ejemplo, Bal et al., 2011) siendo los patrones de cambio en la vegetación, sin embargo, altamente variables. Esta variación puede depender de varios factores, por ejemplo, de la altitud, productividad, contingencias históricas o clima. Por ejemplo, los yacimientos situados a altitudes menores registran antes procesos de deforestación que los situados a altitudes más altas (Rull et al., 2011). Algunas fases de recuperación del bosque se registran en otras secuencias (por ejemplo Ejarque et al. 2009), coincidente con un declive de la actividad antrópica que podría verse a su vez ligado con otras variaciones climáticas. Otro interesante caso es el de los yacimientos que presentan porcentajes medios a altos de *Pinus* (generalmente entre el 20 y el 50%), muy oscilantes en los que la presencia de estomas puede ayudar a identificar los momentos de decaimiento y recuperación de estas especies (e.g., Miras et al. 2007; Ejarque et al. 2009).

La amplia recopilación de datos antracológicos de *Pinus* gr *sylvestris* del centro norte de Portugal (Figueiral y Carcaillet 2005) también sugiere una mayor distribución del táxon anterior, sobre todo anterior al periodo histórico.

En este trabajo se sugiere, además que el fuego podría explicar en gran parte esta retracción tan acusada. En el Sur de Europa otros registros también señalan la influencia de la actividad antrópica y de los fuegos en la distribución de los pinares de montaña durante los últimos milenios. En Córcega, los datos paleoambientales sugieren que la intensificación del fuego alrededor de 2,700 cal BP provocó extinciones locales de *Pinus nigra* y una sustitución por otros táxones arbóreos mediterráneos (Carcaillet et al. 1997). Los datos palinológicos de Lac de Creno (y de otros yacimientos en Córcega) se corresponden bien con este patrón aunque reflejan oscilaciones considerables durante el Holoceno medio. Reille et al. (1999) también sugiere que *Pinus nigra* (al igual que *Betula*) podrían haber sido favorecidos por el incremento en el uso del fuego o aclareos, relacionándolo principalmente con el papel de estas especies como pioneras.

En las Islas Británicas, los cambios en la distribución de *Pinus sylvestris* (única especie de pino de la que se tiene constancia de su existencia cuaternaria en la zona) han sido bastante estudiados durante los últimos decenios. El registro fósil de *Pinus sylvestris* durante el Holoceno medio indica que la especie vivió en muchos puntos en el conjunto de las islas, sobre todo en las "*Highlands*" (Tierras altas) escocesas e Irlanda occidental (Bennett 1984). Alrededor de 4,400 cal yr BP se observa una contracción sincrónica en el área de distribución de la especie (frecuentemente denominada como "pine decline" o decaimiento del pino) en la que los mecanismos responsables de este cambio no parecen estar claros (Bennett 1995). En algunas áreas se documentan casos de expansión abrupta seguida de decaimiento (Gear and Huntley 1991). Existen hipótesis que sugieren que tanto cambios climáticos como incrementos en pastoreo o actividad antrópica podrían explicar la severa contracción ocurrida en el área de distribución de la especie (Bennett 2009), hoy confinada a rodales aislados y masas seminaturales en Escocia. El papel del fuego ha sido contemplado como un posible factor determinante de la persistencia de los pinos, pero los datos disponibles hacen ver que ambos sucesos no parecen vinculados (Froyd 2005; Froyd and Bennett 2006).

En las montañas del sureste de Europa, una expansión generalizada de los pinares (incluyendo aquí a *Pinus sylvestris* pero también *P. peuce* y *P. mugo*) es datada alrededor de 2,000 años BP (Willis et al. 1998). En algunas áreas, el incremento se produce durante el Holoceno inicial (ver por ejemplo Stefanova y Ammann 2003; Tonkov 2003). En las montañas del Pindo, Pirin, Rodopes y Rila, distintos registros paleoecológicos indican la aparición de un piso bien establecido de pinares durante el Holoceno medio, presumiblemente ligado a una fase climática de mayor precipitación. En este caso, los pinares no parecen haber sufrido modificaciones notables relacionadas con la actividad antrópica o el fuego (ej., Bozilova and Tonkov 2000; Tonkov 2003; Tonkov and Marinova 2005; Lazarova et al. 2009).

5.4. Anillos de crecimiento en individuos fósiles ¿hacia una cronología Holocena ibérica?

El descubrimiento de un gran número de megafósiles aptos para su estudio dendrocronológico y la obtención de cronologías flotantes abre una nueva perspectiva para el estudio de la historia regional de los pinares y del clima desde una perspectiva a largo plazo. Actualmente, los registros paleoambientales que cubren el Holoceno final en la península Ibérica con alta resolución temporal son relativamente escasos (ver Pérez and Bóscolo, 2010). En los territorios interiores peninsulares, la mayor parte de la información disponible para los últimos tres milenios proviene de los estudios de secuencias palinológicas, que solo recogen la historia climática después de ser su señal filtrada por respuestas de la vegetación que podrían ser causadas por otros factores (por ejemplo, los derivados de la actividad antrópica), Franco-Múgica et al., 1998, López Merino et al., 2009, Rubiales et al., en prensa). Hasta la fecha, no existen en la zona central ibérica estudios paleoclimáticos de alta resolución temporal que cubran los últimos milenios.

De los anillos de crecimiento se ha sido capaz de obtener series temporales de datos de resolución anual que registran variaciones climáticas en distintas localidades europeas, algunas veces durante milenios (ej. Gunnarson and Linderholm 2002, Büntgen et al. 2005, Grudd 2008). En la zona central ibérica, los estudios dendroclimatológicos de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* han aportado información climática de los últimos cuatro siglos (Fernández et al. 1994, Génova et al. 1993, 1997, Génova 2000, 2009) que demuestran el potencial de los anillos de crecimiento para la reconstrucción de parámetros climáticos (temperatura y precipitación) en el Sistema Central. Sin embargo también existen incertidumbres en lo que respecta a hipotéticas reconstrucciones climáticas a partir de individuos subfósiles debido principalmente a que la mayor parte de las muestras descubiertas hasta ahora lo fueron en áreas higroturbosas. Al menos en zonas situadas a mayor latitud, las respuestas de crecimiento de *Pinus sylvestris* frente al clima no son las mismas en ambientes higroturbosos y en otros cercanos sin hidromorfía edáfica, siendo la señal climática aportada por los pinos de áreas turbosas notablemente menor (Linderholm et al. 2002). Sin embargo, otros estudios dendrocronológicos basados en subtósiles de turberas sí parecen haber sido exitosos en la reconstrucción de otros parámetros ecológicos (ligados con regimenes hidrológicos), aunque sus reconstrucciones no tengan siempre una resolución anual (Gunnarson, 2008, Moir et al., 2010). En todo caso, los estudios dendroecológicos basados en material subfósil ofrecen una mayor resolución temporal en la reconstrucción de eventos Holocenos que la posible usando la metodología palinológica o la datación mediante radiocarbono.

El proceso de sincronización es quizá el paso más importante en el avance hacia el desarrollo de una cronología holocena. Hasta el momento, solo han sido detectadas correlaciones bajas entre yacimientos, aunque sí se hayan identificado periodos en los que hay un claro solape entre muestras (Fig. 5.4). El moderado tamaño de las series (alrededor de 90 anillos) incrementa las incertidumbres sobre las sincronizaciones correctas entre muestras, ya que los solapes se producirán en un número de anillos relativamente bajo. Un proceso de sincronización por pasos, como el propuesto por Wilson et al. (en prensa) utilizando comparaciones de datos de anillos transformados por primeras diferencias o el uso de otros *proxies* ambientales independientes como fuentes de datos adicionales (como por ejemplo la reflectancia del espectro de la luz azul, que recoge la cantidad de lignina en la madera tardía) ayudaría a afianzar una elaboración robusta de cronologías a partir de muestras subfósiles.

En el nivel de desarrollo actual de las series del Sistema Central, la laguna informativa entre las series de ejemplares vivos y las primeras series flotantes (datadas por radiocarbono alrededor de 800-900 cal años BP) debe ser un objetivo prioritario. La obtención de más material arqueológico podría ser una vía de trabajo interesante para proseguir con el objetivo de vincular series de árboles vivos con los subfósiles, al igual que los esfuerzos para detectar más troncos que permitan un tamaño muestral más amplio en los yacimientos con edades radiocarbónicas más recientes.

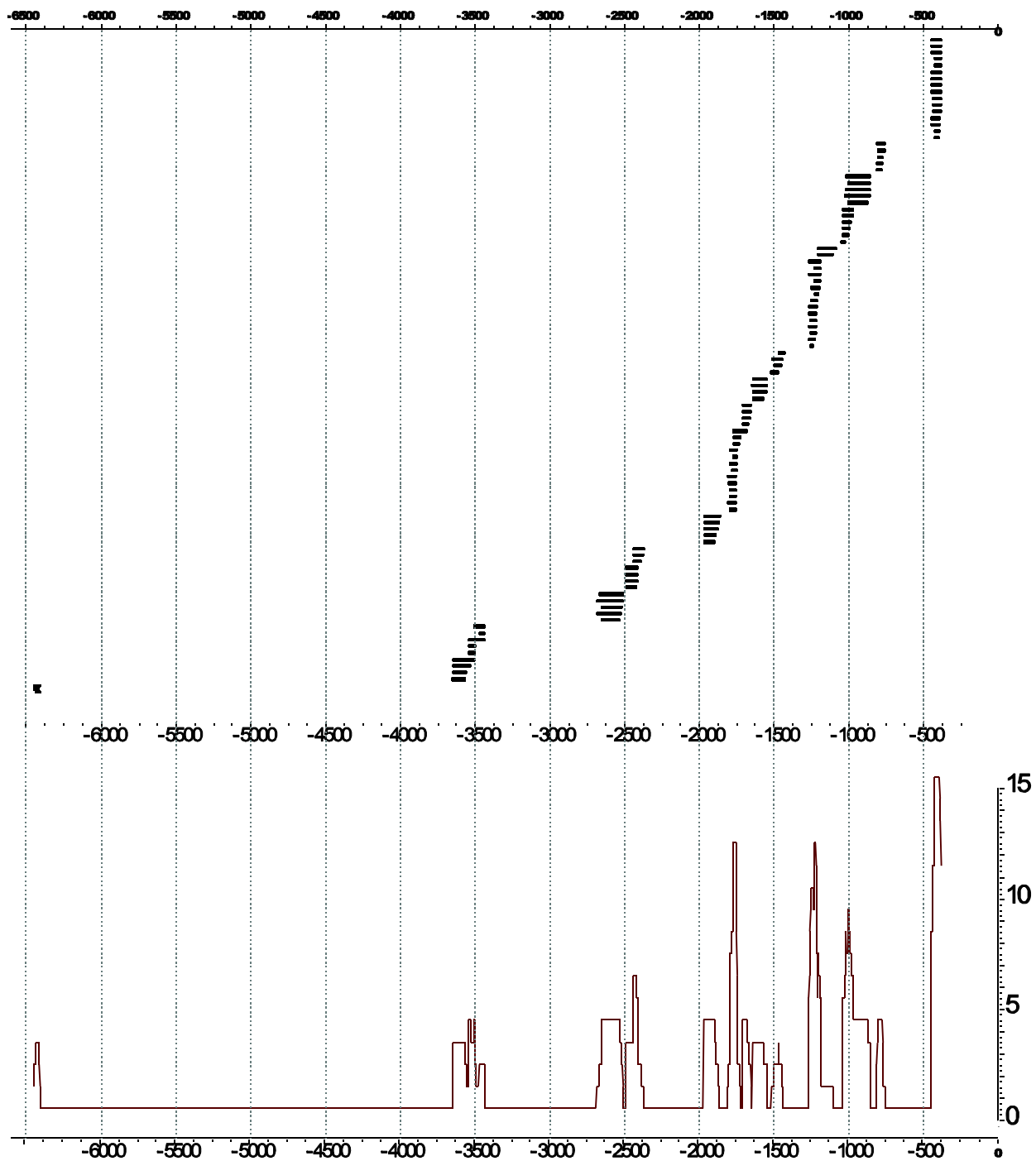


Figura 5.4: Series de crecimiento disponibles (102 radios con mediciones de anchuras de anillos, datación calibrada (parte superior, en años cal BP) y replicación (parte inferior). Los datos fueron obtenidos de 27 secciones de maderas subfósiles de la montaña de Gredos.

CONCLUSIONES

- 1, El estudio de restos leñosos fósiles ha aportado información espacio-temporal precisa de utilidad para la reconstrucción de la historia paleobiogeográfica holocena de los pinos de montaña y de otras especies de interés forestal.
- 2, La información obtenida a partir de la anatomía de la madera y de la morfología de piñas y otros macrorrestos mejora la información taxonómica disponible hasta el momento. En lo que atañe a los pinares montanos, las especies detectadas han sido *Pinus sylvestris* en Gredos y la cordillera Cantábrica y *P. nigra* en un yacimiento gredense.
- 3, El estudio de los patrones de crecimiento en anillos de troncos subfósiles seleccionados de yacimientos de la sierra de Gredos ha permitido la obtención de cronologías flotantes concentradas en los periodos: 800-1200 años Cal BP, 1500-2000 años Cal BP y 2400-2600 años Cal BP. La existencia de material y las sincronizaciones preliminares entre muestras y yacimientos abren una nueva perspectiva para el estudio de la historia regional de los pinares y del clima desde una perspectiva a largo plazo.
- 4, Los datos obtenidos documentan la persistencia de pinares durante los últimos 6500 años en la sierra de Gredos y la mayor parte del Holoceno en yacimientos del centro y centro-oeste de la cordillera Cantábrica. En las zonas más occidentales de la cordillera Cantábrica, en lugar de pinos, han sido halladas otras especies de frondosas (*Betula*, *Salix*, *Quercus caducifolios*) y arbustos (*Erica*, Fabaceae)
- 5, La evidencia fósil acumulada de los yacimientos estudiados sugiere que los pinos montanos han sufrido una severa contracción en su área de distribución en zonas montanas occidentales ibéricas durante los últimos tres milenios .
- 6, Los datos disponibles a partir de macrorrestos y megafósiles son coherentes con otras reconstrucciones paleobotánicas como las obtenidas a partir de estudios polínicos y antracológicos. Las montañas interiores ibéricas muestran un patrón característico con la persistencia y estabilidad de pinares de montaña como el tipo dominante de vegetación hasta el Holoceno final. Sin embargo la información paleoecológica no es en algunos casos del todo completa, por ejemplo en las reconstrucciones de eventos de incendio, en las que hasta el momento, los únicos informadores se basan en el conteo de carbones microscópicos en láminas de polen.
- 7, Aunque los estudios palinológicos indican que una expansión generalizada de las frondosas en detrimento de los pinares responde al cambio climático ocurrido durante el paso del Tardiglacial al Holoceno temprano existen matices importantes territoriales. Los datos apuntan a que este cambio ocurrió de manera bastante más acusada en áreas con climas de matiz oceánico La persistencia a largo plazo de los pinares pudo verse favorecida en zonas con clima más seco y de matiz más continental, como los localizados en las vertientes interiores orientadas sobre la submeseta norte (meridionales en el caso de la cordillera cantábrica, septentrionales en el caso de la Sierra de Gredos). La longevidad de las especies de pinos montanos (~500 a 1000 años) ha podido también contribuir a la persistencia de estas comunidades a lo largo del tiempo.

BIBLIOGRAFÍA

Alcalde Olivares, C., García-Amorena, I., Gómez Manzanegue, F., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C., Postigo Mijarra, J.M., 2001. Estudio de los macrorrestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campoo, Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59, 101-112.

Alejano, R., Martínez Montes, E., 2006. Aportaciones de la paleobotánica a la interpretación del área natural de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* en las Sierras Béticas (sureste de España) *Invest Agrar: Sist Recur For. Fuera de serie*, 124-136

Allen, J.R.M., Huntley, B., Watts, W.A., 1996. The vegetation and climate of northwest Iberian over the last 14000 yr. *Journal of Quaternary Science*, 11(2), 125-147.

Anderson, R. S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1615-1629.

Andrade, A., Valdeolmillos, A., Ruiz-Zapata, B., 1994. Modern pollen spectra and contemporary vegetation in the Paramera Mountain range (Ávila, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 82, 127-139.

Andrade, A., Hermín, R., 2007. El pinar de Hoyocasero (Ávila): ¿antigua repoblación o pinar natural conservado? *Anales de Biología* 29: 33-51

Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutiérrez, E., Muntán, E., Helle, G., Anchukaitis, K.J., Schleser, G.H., 2011. Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biol.* 17 2095–2112.

Aseguinolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverria, M.R., Uribe-Echebarria, P.M., 1988. Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco.

Badal, E., Bernabeu, J., Vernet, J.L., 1994. Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000-4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 3, 155-66.

Bal MC, Pelachs A, Perez-Obiol R, Julia R, Cunill R (2011) Fire history and human activities during the last 3300 cal yr BP in Spain's Central Pyrenees: The case of the Estany de Burg. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 300:179-190

Baillie, D. M., Pilcher, J. R. (1973): A simple cross-dating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33: 7-14.

Benito Garzón, M., Sánchez, R., Sainz, H. (2007) Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-Holocene. *Ecography*, 30, 120–134.

Benito Garzón, M., Sánchez, R., Sainz, H. (2008) The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian peninsula from the last maximum glacial (21000BP) to 2100 under climate change. *The Holocene*, 18.

Bennett, K.D., 1984. The post-glacial history of *Pinus sylvestris* in the British Isles. *Quaternary Science Reviews* 3, 133-155.

Bennett, K.D. (1995) Post-glacial dynamics of pine (*Pinus sylvestris* L.) and pinewoods in Scotland. in J. R. Aldhouse, editor. *Our pinewood heritage*. Forestry Commission, Royal Society for the Protection of Birds, and Scottish Natural Heritage, Farnham, Surrey, pp 23-39

Bennett, K.D. (2009). Woodland decline in upland Scotland, *Plant Ecology & Diversity* 2:91-93

Benso, M., 2007. Estudio dendrocronológico de *Pinus sylvestris* L. en los Montes de Valsaín (Segovia). Proyecto Fin de Carrera. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal. Universidad Politécnica de Madrid.

Birks, H.J.B. (1996) Contributions of Quaternary Palaeoecology to Nature Conservation. *Journal of Vegetation Science* 7, 89-98.

Birks, H.H., 2003. The importance of plant macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. *Quat. Sci. Rev.*, 22(5-7), 453-473.

Birks, H.H., 2007. Plant Macrofossil Introduction, En: Elias, S.A. (ed) *Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier, Oxford, pp 2266-2288 <http://dx.doi.org/10.1016/B0-44-452747-8/00215-5>

Birks, H.H., Birks, H.J.B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *J. Biogeogr.*, 27, 31-35.

Birks, H., Seppä, H., 2010. Late-Quaternary palaeoclimatic research in Fennoscandia—A historical review. *Boreas* 39, 655-673.

Bozilova E, Tonkov SB (2000) Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European postglacial vegetation in the highest mountain area of the Balkans. *New Phytol* 148:315–325

Büntgen, U., Esper, J., Frank, D., Nicolussi, K., Schmidhalter, M., 2005. A 1052-year tree-ring proxy for Alpine summer temperatures. *Climate Dynamics* 25, 141-153.

Castroviejo S., Laínz M., López, G., Montserrat, P., Muñoz, F., Paiva, J., Villar, L. (Eds.) 1986-2011, *Flora Iberica*. Plantas vasculares de la Península Ibérica y Baleares. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid, Spain.

Carcaillet C, Barakat HN, Panaiotis C, Loisel R (1997). Fire and late Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* in Corsica. *Journal of Vegetation Science* 8: 85-94

Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C., Munuera, M., 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *Holocene* 11 (6), 635–653.

Carrión JS, Sánchez-Gomez P, Mota JF, Yll R, Chain C (2003). Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *Holocene* 13: 839-849

Carrión JS, Fuentes N, González-Sampériz P, Sánchez-Quirante L, Finlayson C, Fernández S, Andrade A (2007) Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455–1475

Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S., Finlayson, G., Allué, E., López-Sáez, J.A., López-García, P., Gil-Romera, G., Bailey, G., González-Sampériz, P., 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27, 2118-2135.

Ceballos, L., Ximénez de Embún, J., 1938. Plan para la repoblación forestal de España. Madrid, edición facsimil.

Ceballos, L., Ruiz de la Torre, J., 1979. Árboles y arbustos de la España peninsular. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.

Costa, M., Morla, C., Sainz, H. (eds.), 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Barcelona.

Cheddadi R., Vendramin G.G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J.M., de Beaulieu J.L., Sadori L., Jost A., Lunt D., (2006) Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Glob Ecol Biogeogr* 15, 271–282

Crawford, R.M.M., Jeffree, C.E., Rees, W.G.(2003) Paludification and Forest Retreat in Northern Oceanic Environments. *Annals of Botany* 91, 213-226.

Crawford, R.M.M., 2005. Trees by the Sea: Advantages and Disadvantages of Oceanic Climates. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 105, 129-139.

Dau, J.H.C., 1829. Allerunterthänigster Bericht an die Königliche Dänische Rentenkammer über 363 die Torfmoore Seelands. Copenhagen and Leipzig.

Creus J. 1998. A propósito de los árboles más viejos de la España peninsular: los *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco de Puertollano- Cabañas, Sierra de Cazorla, Jaén. *Montes*, 54: 68-76

Creus J. 1991. Tendencia secular de la temperatura de mayo en el Pirineo central. *Notes de Geografía Física* 20-21: 41-49. para el Pirineo

Eckstein D, Bauch J (1969) Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Rationalisierung seiner Aussagesicherheit. Forstwissenschaftliche Centralblatt 88:230–250

Ejarque A, Julià R, Riera S, Palet JM, Orengo HA, Miras Y, Gascón C (2009) Tracing the history of highland human management in the eastern Pre-Pyrenees: an interdisciplinary palaeoenvironmental study at the Pradell fen, Spain. Holocene 19:1241–1255

Ejarque A, Miras Y, Riera S, Palet JM, Orengo HA (2010) Testing micro-regional variability in the Holocene shaping of high mountain cultural landscapes: a palaeoenvironmental case-study in the eastern Pyrenees. Journal of Archaeological Science 37:1468-1479

Ezquerro, F.J., Gil, L., 2004. La transformación histórica del paisaje forestal en la Comunidad de Cantabria. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Fernández, A., Génova, M., Creus, J., Gutiérrez, E., 1996. Dendroclimatological investigation covering the last 300 years in Central Spain. In: Dean, J.S., Meko, D.M., Swetnam, T.W. (Eds), Tree Rings, Environment and Humanity. Radiocarbon, University of Arizona Press, Tucson, pp. 181–190.

Figueiral, I., Carcaillet, C., 2005. A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. Quaternary Science Reviews 24, 2466-2476.

Font Quer, P. (1954) La vegetación; En: Terán, M. (ed.): Geografía de España y Portugal. Montaner y Simón.

Franco, J.A., Afonso, M.L.R., 1982. Distribuição de pteridófitos e gimnospermicas em Portugal. Serv. Nacional Parques, Reservas e Património Paisagístico, Lisboa.

Franco Múgica, F., 1995. Estudio palinológico de turberas holocenas en el Sistema Central: Reconstrucción paisajística y acción antrópica. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Facultad de Ciencias. 392 pp. Madrid.

Franco, F., 2009. El análisis polínico en la reconstrucción del paisaje vegetal. In: Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds), 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1997. Impacto antrópico y dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años BP en la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos: Navarredonda (Ávila, España). Révue de Paléobiologie de Genève, 16(1): 29-45.

Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. The Holocene 8(1), 69-82

Froyd CA (2005) Fossil stomata reveal early pine presence in Scotland: implications for postglacial colonization analyses. Ecology 86: 579 – 586

Floyd CA, Bennett KD (2006) Long-term ecology of native pinewood communities in East Glen Affric, Scotland. *Forestry* 79:279–293

Galera, R.M., 1993. Variación morfológica de *Pinus sylvestris* L. en España: caracteres de acículas, piñas y piñones, Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.

García-Amorena, I., Rubiales, J.M., Moreno, E., Iglesias, R., Gómez Manzanque, F., 2011. New macrofossil evidence of *Pinus nigra* Arnold on the Northern Iberian Meseta during the Holocene. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163, 281–288

García, L., Guindeo, A., 1988. Anatomía e identificación de las maderas de coníferas españolas. AITIM, Madrid, 142 pp.

García, L., Guindeo, A., 1990. Anatomía de las maderas de frondosas españolas. AITIM, Madrid. 618 pp.

García, D., Zamora, R. (2003) Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, 14, 921–926.

García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C., Sainz, H., 1995. Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 52(2), 187-195.

García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C., Sáinz, H., 1997. New data concerning the evolution of the vegetation of Lillo Pinewood (León, Spain). *J. Biogeogr.*, 26, 929-934.

García Antón, M., Gil Romera, G., Pagés, J.L., Alonso Millán, A., 2006. The Holocene pollen record in the Villaviciosa Estuary (Asturias, North Spain). *Palaeogeogr.*, *Palaeoclimatol.*, *Palaeoecol.* 237, 280-292.

García Antón, M., Franco-Múgica, F., Morla-Juaristi, C., Maldonado-Ruiz, F.J., 2011. The biogeographical role of *Pinus* forest on the Northern Spanish Meseta: a new Holocene sequence. *Quaternary Science Reviews* 30, 757-768.

García Calvo, D., Génova, M., Gómez Manzanque, F. 2005. Los estudios dendrocronológicos en maderas subfósiles como informadores de la historia forestal. IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza.

Gear AJ, Huntley B (1991) Rapid changes in the range limits of Scots Pine 4,000 years ago. *Science* 251:544–547

Génova M., Fernández A. 1998. Tree rings and climate of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* in Central Spain. *Dendrochronologia*, 16-17: 75-86

Génova M., 1994. Dendroecología de *Pinus nigra* Arnold. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco y *Pinus sylvestris* L. en el Sistema Central y en la Serranía de Cuenca (España). Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Génova M. 1998. Estudio de los anillos de crecimiento y su relación con las variables meteorológicas en el pinar de Lillo (León). *Ecología*, 12, 237-250.

Génova, M., 2000. Anillos de crecimiento y años característicos en el Sistema Central (España) durante los últimos cuatrocientos años. *Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Secc. Biol.)* 96(1-2), 33-42.

Génova, M., 2009. Cronologías milenarias de anillos de crecimiento. In Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds). 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Regato, P., 1988. Sobre los pinares relictos de la sierra de Gredos (Ávila). *Actas del Simposio Internacional de Botánica Pius Font i Quer II*: 439-442.

Génova, M., Fernández Cancio, A., Creus, J., 1993. Diez series medias de anillos de crecimiento en los sistemas Carpetano e Ibérico. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*, 2 (2): 151-172.

Génova M., Fernández A., Creus J., 1997. Análisis dendroclimático del crecimiento de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en la Sierra de Guadarrama. *Actas del I Congreso Forestal Español. Irati 1997, I-II*: 75-80.

Gil-Romera G, Carrión JS, Pausas JG, Sevilla-Callejo M, Lamb HF, Fernández, S, Burjachs F (2010) Holocene fire activity and vegetation response in South-Eastern Iberia. *Quat. Sci. Rev.* 29:1082–1092

Gómez Manzaneque, F., 1988. Algunos taxones interesantes del suroeste madrileño. *Studia Botanica*, 7: 257-261.

Gómez Manzaneque, F., 2009. La cubierta vegetal y la flora. In: Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds), 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.

González-Sampériz, P., Leroy, S.A.G., Carrión, J.S., Fernández, S., García-Antón, M., Gil-García, M.J., Uzquiano, P., Valero-Garcés, B., Figueiral, I., 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Rev. Palaeobot. Palynol.*

Greguss, P., 1955. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. *Akadémiai Kiado, Budapest*, 263 pp.

Greguss, P., 1959. *Holzanatomie der Europäischen laubhölzer und sträucher*. Akadémiai Kiado, Budapest, 330 pp.

Grudd, H., 2008. Torneträsk tree-ring width and density AD 500 - 2004: A test of climatic sensitivity and a new 1500-year reconstruction of north Fennoscandian summers. *Climate Dynamics* 31, 843-857.

Gunnarson, B.E., 2008. Temporal distribution pattern of subfossil wood in central Sweden: perspective on Holocene humidity fluctuations. *The Holocene* 18, 569-577.

Gunnarson, B.E., Linderholm, H.W., 2002. Low frequency climate variation in central Scandinavia since the 10th century inferred from tree rings. *The Holocene* 12, 667–71.

Gutierrez Elorza, M. (Ed), 1994. Geomorfología de España. Rueda, Madrid

Hallam, A. (1987) Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, 13, 152–168.

Helama, S., Timonen, M., Lindholm, M., Meriläinen, J., Eronen, M., 2005. Extracting long-period climate fluctuations from tree-ring chronologies over timescales of centuries to millennia. *Int. J. Climatol.* 25, 1767-1779.

Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.

Iriarte, M.J. Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P.; Rodríguez Guitán, M.A. (2001) Análisis palinológico de la turbera de San Mamés de Abar (Burgos). M.A. Fombella, D. Fernández, D. R.M. Valencia (eds.): *Palinología, Diversidad y aplicaciones*, 87-93. Universidad de León. León.

Jacquot, C., 1955. Atlas d'anatomie des bois des conifères. Centre Technique du Bois, Paris, 133 pp.

Kullman, L., 2008. Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective. *Quaternary Science Reviews* 27, 2467-2472.

Laguna M., 1879, M. El Valle de Iruelas. *Montes* 3, 481-491.

Lazarova M, Tonkov S, Snowball I, Marinova E (2009) Peat-bog Begbunar (Osogovo Mountains, south-west Bulgaria): Four millennia of vegetation history. *Grana* 48:147-179

Linderholm, H.W., Moberg, A., Grudd, H., 2002. Peatland pine as climate indicators? A regional comparison of the climate influence on Scots pine growth in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1400-1410.

López Merino, L., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., Pérez-Díaz, S., Carrión, J.S., 2009. 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 42-51.

Lopez-Saez, J.A., Blanco-Gonzalez, A., Lopez-Merino, L., Ruiz-Zapata, M.B., Dorado-Valino, M., Perez-Diaz, S., Valdeolmillos, A., Burjachs, F., 2009. Landscape and climatic changes during the end of the Late Prehistory in the Ambles Valley (Avila, central Spain), from 1200 to 400 cal BC. *Quaternary International* 200, 90-101.

Luceño, M., Vargas, P., 1991. Guía botánica del Sistema Central español. Ediciones Pirámide.

Maldonado, F.J., 1994. Evolución tardiglacial y holocena de los macizos del Noroeste Peninsular. Ph.D. Thesis, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.

Mancebo, J.M., Molina, J.R. and Camino, F., 1993. *Pinus sylvestris* L. en la vertiente septentrional de la sierra de Gredos (Ávila). *Ecología*, 7: 233-245.

Manuel, C., Gil, L., 2001. La transformación histórica del paisaje forestal de Galicia. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Manuel, C., Díaz-Fernández, P., Gil, L., 2003. La transformación histórica del paisaje forestal en Asturias. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Martínez García, F. and Costa, M., 2001. La interpretación de los bosques de *Pinus sylvestris* L. del Sistema Central español en la literatura geobotánica y forestal. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 96(3-4): 27-68.

MacDonald, G.M. 2007. Plant Macrofossil Methods and Studies | Megafossils, En: Elias, S.A. (ed) Encyclopedia of Quaternary Science, Elsevier, Oxford, pp 2298-2307 doi:10.1016/B0-44-452747-8/00218-0

MacDonald, G.M., Kremenetski, K.V., Beilman, D.W., 2008. Climate change and the northern Russian treeline zone. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 363, 2283.

McKeever, M. 1984. Comparative palynological studies of two lake sites in western Ireland and northwestern Spain. MSc thesis. Trinity College. Dublin.

Menéndez Amor, J., Florschütz, F., 1961. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. Estudios Geológicos 17, 83-99.

Menéndez Amor, J., Ortega Sada, M.T., 1958. Determinación de las especies de Pinus que en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora) vivieron a lo largo del Tardiglacial y Holoceno. Anales de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias 23, 606–626.

Miras Y, Ejarque A, Riera S, Palet JM, Orengo H, Euba I (2007) Dynamique Holocène de la végétation et occupation des Pyrénées andorranes depuis le Néolithique ancien, d'après l'analyse pollinique de la tourbière de Bosc dels Estanyons (2180 m, Vall de Madriu, Andorre). CR Paleovol 6: 291–300

Moir, A.K., Leroy, S.A.G., Brown, D., Collins, P.E.F., 2010. Dendrochronological evidence for a lower water-table on peatland around 3200–3000 BC from subfossil pine in northern Scotland. The Holocene 20, 931–942.

Moore, P.D., Webb, J.A., Collison, M.E., 1991. Pollen Analysis. Blackwell scientific publications, Oxford. Reino Unido.

Morla, C., 1993. Significación de los pinares en el paisaje vegetal de la Península Ibérica, I Congreso Forestal Español: Ponencias y comunicaciones, Pontevedra, 361–370.

Morla, C., García, R., 2009. Gredos y el interés de su pasado forestal. In Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds). 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Muñoz-Sobrino, C., 2001. Cambio climático y dinámica del paisaje en las montañas del noroeste de la Península Ibérica.

Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P., Delibes de Castro, G., Rojo Guerra, M., 1996. Datos paleobotánicos sobre la turbera de la Piedra (Páramo de Tozo, Burgos). *Biogeografía Pleistoceno-Holocena de la Península Ibérica* 149-162.

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M., 1997. Upland vegetation in the north-west Iberian peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Veget. Hist. Archaeobot.* 6, 215-233.

Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M.A., 2001. Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial-interglacial transition. *Veg. Hist. Archaeobot.* 10, 7-21.

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gómez-Orellana, L. 2003: La vegetación postglaciar en la vertiente meridional del Macizo del Mampodre (Sector Central de la Cordillera Cantábrica). *Polen* 13, 31–44.

Muñoz-Sobrino, C., Ramil Rego, P., Gómez Orellana, L., 2004. Vegetation of the Lago de Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. *Veg. Hist. Archaeobot.* 13, 1–22.

Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gomez-Orellana, L., Varela, R.A.D., 2005. Palynological data on major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas* 34, 381-400.

Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gomez-Orellana, L., 2007. Late Würm and early Holocene in the mountains of northwest Iberia: biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Veg. Hist. Archaeobot.* 16, 223–240

Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gómez-Orellana, L., Ferreiro da Costa, J., Díaz Varela, R. A., 2009. Climatic and human effects on the post-glacial dynamics of *Fagus sylvatica* L. in NW Iberia. *Plant Ecology* 203. 317-340

Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2005. *Atlas Climático Digital De La Península Ibérica: Metodología y Aplicaciones En Bioclimatología y Geobotánica.*

Olazábal, L. (1856) Suelo, clima, cultivo agrario y forestal en la provincia de Vizcaya. *Memorias de la Academia de Ciencias*, Tomo IV. Madrid.

Palacios, P. de, 1997. Anatomía de maderas de coníferas a nivel de especie. Región norteamericana y europea. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.

Pèlachs A, Nadal J, Soriano JM, Molina D, Cunill R (2009) Changes in the Pyrenean woodlands as a result of the intensity of human exploitation: 2, 000 years of metallurgy in Vallferrera, northeast Iberian Peninsula. *Veg Hist Archaeobot.* 18: 403-416

Peraza, C., 1964. Estudio de las maderas de coníferas españolas y de la zona norte de Marruecos. Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid, 112 pp.

Pérez, F.F., Boscoso, R., 2010. Clima en España: Pasado, presente y futuro. Informe de Evaluación del Cambio Climático Regional. Madrid.

Planellas-Giralt, J. (1852) Ensayo de una flora fanerogámica Gallega. Santiago de Compostela.

Postigo, J.M., Gómez Manzanque, F., Morla, C., 2008. Survival and long-term maintenance of tertiary trees in the Iberian Peninsula during the Pleistocene: first record of *Aesculus* L. (Hippocastanaceae) in Spain. *Veget Hist Archaeobot.* 17- 351-364.

Puente García, E., Penas Merino, A., Fombella Blanco, M.A., Andrade Olalla, A., Alonso Herrero, E., Matías Rodríguez, R. & García-Rovés Fernández, E. 1998. Correlación entre la vegetación actual y el espectro polínico de la turbera del Puerto de San Isidro (León). *Palinología: Diversidad y Aplicaciones.* pp. 109-116.

Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Gutián, M., Gómez-Orellana, L., 1998. Differences in the vegetation of the north Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecol.* 138, 41-62.

Regato, P., Génova, M., Gómez Manzanque, F., 1992. Las representaciones relictas de *Pinus nigra* Arnold en el Sistema Central español. *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural (Sec. Biol).* 88(1-4): 63-71.

Reille M, Gamisans J, Andrieu-Ponel V, de Beaulieu JL (1999) The holocene at Lac Creno, Corsica, France: a key site for the whole island. *New Phytol* 141:291–307

Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Burr, G.S., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hajdas, I., Heaton, T.J., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning, S.W., Reimer, R.W., Richards, D.A., Southon, J.R., Talamo, S., Turney, C.S.M., van der Plicht, J., Weyhenmeyer, C.E., 2009. INTCAL09 and MARINE09 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal. BP. *Radiocarbon* 51, 1111-1150.

Richter K., 1988. Dendrochronologische und Dendroklimatologische Untersuchungen an Kiefern (*Pinus* sp.) in Spanien. Diss. University of Hamburg, 296 pp.

Richter, K., Eckstein, D., Holmes, R.L., 1991. The dendrochronological signal of pine trees (*Pinus* spp.) in Spain. *Tree-Ring Bulletin* 51, 1-13.

Rinn, F., 1989. Time Series Analysis and Presentation V3.0. Reference Manual. Rinntech, Heidelberg

- Río Merino, S. del, 2000. Estudio paleobotánico del yacimiento de Herbosa (Burgos). Consideraciones paleofitogeográficas. Proyecto Fin de Carrera. ETSI Montes. Universidad Politécnica de Madrid.
- Rivas-Martínez, S., 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, Serie Técnica, Madrid.
- Rodríguez Guitián, M.A. & Ramil-Rego, P. (2008). Fitogeografía de Galicia (NW Ibérico): análisis histórico y nueva propuesta corológica. *Recursos Rurais*. 4: 19-50.
- Roig, S., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C., Sánchez Hernando, L.J., 1997. Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). 55, 111-124.
- Rubiales, J.M., García-Amorena, I., Hernández, L., Génova, M., Martínez, F., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., 2010. Late Quaternary dynamics of pinewoods in the Iberian mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 476–491.
- Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., García Álvarez, S., García-Antón, M., en prensa. Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a palaeoecological perspective. *Vegetation History and Archaeobotany*. doi:10.1007/s00334-011-0330-2
- Ruiz de la Torre, J., 2002. Mapa forestal de España: memoria general. Escala 1:1.000.000 Organismo Autónomo Parques Nacionales, D.L., Madrid, 554 pp.
- Ruiz Urrestarazu, M.M. (1989) Pinares-reliquia en el monte Gorbea. *Sustrai*, 14, 66–67.
- Rull, V., González-Sampériz, P., Corella, J.P., Morellón, M., Giralt, S., Vegetation changes in the southern Pyrenean flank during the last millennium in relation to climate and human activities: the Montcortes lacustrine record. *J. Paleolimnol.* 1-18.
- Sánchez Hernando, L.J., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla Juaristi, C., Nido, J., 1999. Identificación de macrorestos vegetales holocenos en las cuencas altas de los ríos Porma, Curueño y Esla (León, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*. 95, 31-42.
- Sánchez Mata, D., 1989. Flora y vegetación del Macizo Oriental de la Sierra de Gredos (Ávila). *Publ. Inst. Gran Duque de Alba*, 25.
- Schulze, F., 1857. Beitrag zur Kenntnis des Lignins. *Chem. Zentr.*, 2, 321-325.
- Schweingrüber, F., 1990. *Anatomy of European woods*. WSL/FNP, Paul Haupt Berne & Stuttgart Publishers, Stuttgart, 800 pp.
- Schweingruber F.H. 2007. *Wood structure and environment*. Berlin Heidelberg, New York, NY, USA: Springer-Verlag. 280 pp.

Steenstrup, J.J.S., 1841. Geognostisk-geologisk Undersøgelse af Skovmoserne Vidnesdam- og Lillemose i det Nordlige Sjælland, Ledsaget af Sammenlignende Bemærkninger, Hentede fra Danmarks Skov- Kjør- og Lyngmoser Lalmindelhed. Copenhagen.

Stefanova I, Ammann B (2003) Late Glacial and Holocene vegetation belts in the Pirin Mountains (southwestern Bulgaria). *The Holocene* 13: 97-107

Stuiver, M., Reimer, P.J., 1993. Extended 14C database and revised CALIB radiocarbon calibration program, *Radiocarbon* 35, 215-230.

Telford, R. J., Heegaard, E., Birks, H.J.B., 2004. The intercept is a poor estimate of a calibrated radiocarbon age. *The Holocene* 14, 296-298.

Tonkov S (2003) Holocene palaeovegetation in the northwestern Pirin Mountains as reconstructed from pollen analysis. *Review Palaeobotany & Palynology* 124:51-61

Tonkov S, Marinova E (2005) Pollen and plant macrofossil analyses of radiocarbon dated mid-Holocene profiles from two subalpine lakes in the Rila Mountains, Bulgaria. *The Holocene* 15: 663-671

Turner, C., Hannon, G. E., 1988. Vegetational evidence for Late Quaternary climatic changes in Southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 318. 451-485

Tutin, T. G.; Heywood, V. H.; Burges, N. A.; Valentine, D. H.; Walters, S. M.; Webb, D. A. 1964—1980. *Flora Europaea*. Vols. 1 to 5. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Van der Knaap, W.O., Van Leeuwen, J.F.N., 1995. Holocene vegetation succession and degradation as responses to climatic-change and human activity in the Serra de Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89(3-4): 153-211.

Vaupell, C., 1857. *Bøgens Indvandring i de Danske Skove*. C.A. Reitzels Bo & Arvinger, Copenhagen.

Vernet, J. L., Ogererau, P., Figueireal, I., Machado Yanes, C. & Uzquiano, P. (2001) *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents. Sud-ouest de l'Europe: France, Péninsule ibérique et Iles Canaries*. CNRS editions, Paris.

Watts, W.A., 1986. Stages of climatic change from full glacial to Holocene in Northwest Spain, Southern France and Italy: a comparison of the Atlantic Coast and the Mediterranean Basin. In: Lowe, J.J., Gray, J.M., Robinson, J.E. (Eds.), *Studies in the Lateglacial of Northwest Europe*, Pergamon Press, pp. 101–111.

Wilson R., Loader, N.J., Rydval, M., Patton, H., Frith, A., Mills, C.M., Crone, A., Edwards, C., Larsson, L. and Gunnarson, B.E., en prensa. Reconstructing Holocene climate from tree rings – the potential for a long chronology from the Scottish Highlands. *The Holocene*.

Willis KJ, Bennett KD, Birks HJB (1998) The late Quaternary dynamics of pines in Europe. In: Richardson DM (ed) Ecology and biogeography of Pinus. Cambridge University Press, Cambridge, pp 107–121

Willis KJ, Birks HJB, 2006. What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. Science 314:1261–1265.

Willkomm, M. 1896: Die Vegetation der Erde. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.

Willkomm, H. M., Lange, J. M. C. (1861) Prodrum florae hispanicae seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt. Vol I. Stuttgart, Germany.

The Holocene history of highland pine forests in a submediterranean mountain: the case of Gredos mountain range (Iberian Central range, Spain)

J.M. Rubiales^{a,*}, I. García-Amorena^a, M. Génova^b, F. Gómez Manzaneque^a, C. Morla^a

^aDepartamento de Silvopascicultura, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid, Spain

^bDepartamento de Producción Vegetal: Botánica y Protección Vegetal, Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal, Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid, Spain

Received 30 January 2007; received in revised form 11 April 2007; accepted 21 April 2007

Abstract

The significance of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* forests in Gredos mountain range in the Iberian botanical literature has been traditionally a matter of controversy. Considered for many botanists to be anthropogenic forests, a high amount of syntaxonomic approaches, cartographies of potential vegetation and dynamic models have been created based on this guesswork.

Nevertheless, this work contributes new data that contradicts this previous hypothesis. For the first time, these data prove the existence of a bioclimatic belt where pine trees dominated during the last 6500 years, clarifying its altitudinal range, surface extension, and its stability. The study is based on the analysis of fossil macrorests and megarests, dated using radiocarbon. The results obtained cohere with the suggestions of other authors that assume the native character of *P. nigra* and *P. sylvestris* in this area, based on data of diverse origin (palynological, historical, toponymical, dendrochronological or geobotanical).

The paper then continues to discuss the geobotanical interpretation of the results and the regional lines of management, as well as the potential causes that could have induced the marked decline of pine forests in the last millennia.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Pinus sylvestris L and *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco are major species in the forest environments of mountainous terrain, both in the Atlantic and the Mediterranean biogeographical regions of the Iberian peninsula.

In the Guadarrama Mountains (Iberian Central range) *P. sylvestris* extends between 1600 and 2100 m, being part of widespread forests that dominate the landscape in the mountainous areas. Further west, another mountain region (Gredos mountain range) presents similar forests with a more important concurrence of *P. nigra* in a smaller area.

Geobotanical interpretations of the significance of *P. sylvestris* and *P. nigra* forests in Gredos mountain

range have been object of much controversy. Some authors consider that these forests are products of the recent afforestation programmes and therefore pine groves are not part of the natural vegetation, neither in terminal, nor in serial communities (e.g. Rivas-Martínez, 1987; Rivas-Martínez et al., 1987; Luceño and Vargas, 1991).

Nevertheless, other authors have defended the natural character of *P. nigra* and *P. sylvestris* in this area, on the basis of geobotanical arguments (Laguna, 1879; Willkomm, 1896; Gaussen, 1949; Génova et al., 1988; Gómez Manzaneque, 1988; Regato et al., 1992), historical data (Martínez García and Costa, 2001), toponymic analysis (Mancebo et al., 1993) or palynological works (Franco et al., 1997).

Dendrochronological studies corroborate the last opinion. Richter (1988) studied the forests of Scots pine (*P. sylvestris*) that cover a great part of the territory on the north slope of Gredos and Génova et al. (1993) and García Calvo et al. (2005) studied some relic natural

*Corresponding author.

E-mail address: jm.rubiales@upm.es (J.M. Rubiales).

populations of both species that still persist on the southern mountainside. The chronological sequences elaborated by these authors date back to the first half of the 17th century (Génova et al., 1993), proving that both species of pine trees were established, at least, before the first important afforestations are documented (Martínez García and Costa, 2001). The palynological studies, numerous at Gredos' northern slopes, reflect a continuous record of *Pinus* pollen between 1400 and 1850 m during the last 6000 years BP. However, there are inaccuracies identifying species within the *Diploxylon* section of Genus *Pinus* with pollen analysis (Moore et al., 1991). Secondly, the microfossil dispersal nature makes it impossible to determine its origin accurately. These facts make it hard to establish precise positional models or to identify the specific dominant taxa.

The conservation of macrofossils (small pieces of wood, pine scales and fruits) and megafossils (trunks, branches and big roots) definitely allows to obtain reliable palaeobotanical proxies to reconstruct past vegetation dynamics, composition and structure with high spatial resolution (e.g.: Ali et al., 2005; Carcaillet and Muller, 2005; Kullman and Kjällgren, 2006).

The finding of numerous trunks (known locally as “troncas”) in a vast area constitutes an extraordinary fossil record in the Iberian Peninsula. This, combined with other investigations carried out during the last decades, allows the reconstruction of the forest history over the last 6500 years.

2. Study area

2.1. Regional setting

The Iberian Central range divides the Duero and Tajo basins, running from west to east in the Central Iberian Peninsula. The Gredos mountain range is the main mountainous system in the Central System, which is 150 km long and 50 km wide and contains the highest peak in Central Spain (Almanzor, 2592 m) (Fig. 1).

The continental basement is mostly composed of plutonic rocks (granites and gneisses), which were modelled under a horst-graben tectonics.

Climate is montane Mediterranean and it is characterized by a strong summer drought, high seasonal temperature fluctuations and heavy precipitations controlled orographically. Because of the influence of south-western humid winds there is a high asymmetry in the moisture gradient, the mean annual precipitation ranging from 1500–2000 mm in the southern slopes to less than 500 mm in the northern ones.

Below 1100 m evergreen oaks (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. and *Quercus suber* L. in the southern slopes) occupy the basal belt, mixed with extensive pine-woods (*Pinus pinea* L.) on sandy or xeric enclaves. Deciduous Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* L.) and Cluster pine forests (*Pinus pinaster* Aiton) extend up to 1400 m. Among these, Holm oaks mixed with *Juniperus oxycedrus* L. grow on shallow lithosols or steep slopes. The tree-line reaches 1800 m with isolated and dispersed stands of *P. nigra* subsp. *Salzmännii* and *P. sylvestris* (Génova et al., 1988; Ruiz de la Torre, 2002). The upper zone is a shrub-dominated community of broom (*Cytisus oromediterraneus* Rivas-Martínez) and prostrate juniper (*Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Celak). From 2000 m altitude (depending on the area), open montane grasslands characterized by *Festuca indigesta* Boiss occur.

The northern mountainside on the Central part of the Gredos mountain range is almost treeless with the exception of the *P. sylvestris* stands situated on the Iruelas Valley or on the Tormes and Alberche headwaters. Below this altitude, some other isolated stands of *Q. pyrenaica* are located.

The occurrence—in Gredos and in other Iberian mountains—of both species of pines almost in the same altitudinal interval motivated the development of diverse studies with the aim of clarifying the taxa suitability to the ecological parameters. Growth response to climatic oscillation in the Guadarrama range shows that in both taxa growth is limited by summer precipitation,

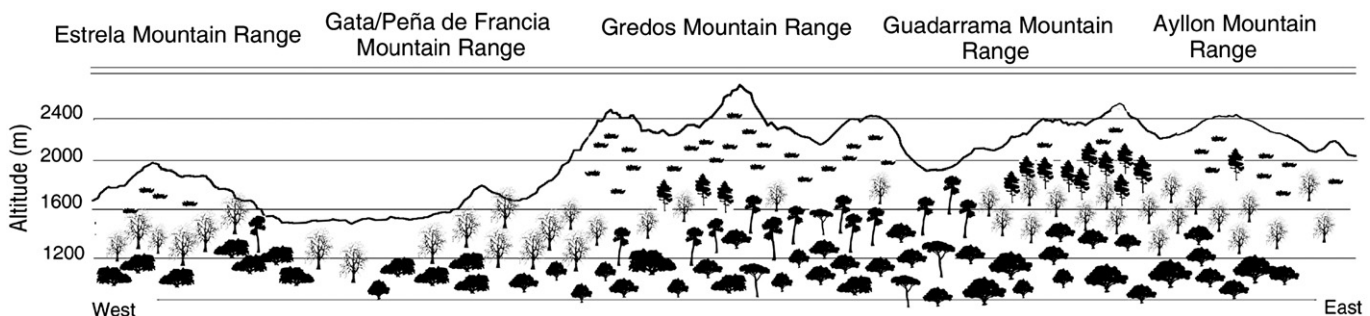


Fig. 1. Schematic representation of the vegetation zonation along the Central Iberian range; view from the South. Pinewood of Scots pine *P. sylvestris* (including European Black pine *P. nigra*), Deciduous Pyrenean oak, *Q. pyrenaica*, Pinewood of *Pinus pinaster*, Pinewood of *P. pinea*, Holm oak (*Q. ilex* subsp. *ballota*), Cork oak (*Q. suber*), Shrub dominated community of broom (*C. oromediterraneus*, *Genista cinerea*, *Adenocarpus hispanicus*) and prostrate juniper (*J. communis*) and open montane grasslands. A narrow pine belt at around 1600 m.a.s.l. should be noticed in the Gredos mountain range. From 1600 m altitude, alpine shrub communities and open montane grasslands are represented. Original based on Costa et al. (1997).

resulting in the *P. nigra* having higher climate sensitivity (Génova et al., 1997).

2.2. Site location

Megafossils were located by scrutinizing the mountainous and alpine meadow zones in the study area. The dead pine remnants (stumps and logs) were recovered at the soil's surface or partly buried. Erosive events in peat bogs and streams exposed a high percentage of the said remnants. Other remains were found whilst forest work that involved the opening of trenches (drainage, water captation or forest paths).

The sampled sites are located between 1100 and 1840 m.a.s.l. (location details in Table 1 and Fig. 2). Most of the remains were recovered on the northern slopes of the central part of the Gredos mountain range, between Puerto del Pico and Navalperal de Tormes, in an area that is nowadays treeless. A detailed study of a soil profile was undertaken in the site of Hoyos del Espino-Regajo del Acarreo, a peat bog associated to

the stream where a fissure exposed sediments with a high amount of charcoal, strobili, needles and pine scales (Fig. 2).

3. Material and methods

Altogether, 117 megafossil remains (logs, branches and stumps standing upright) from 33 sites were examined (Table 1). The study of macrorests often achieves a higher accuracy with the taxonomic approach than pollen analysis, which usually only gives information on the genus and sometimes does not go farther beyond the family level. For instance, the Iberian species of the genus *Pinus* L. can clearly be differentiated analysing the morphology of their strobili (Mirov, 1967; Farjon, 1984). Moreover, the identification of species based on the xylem is more accurate than the study of pollen morphology (Moore et al., 1991).

A good state of preservation has allowed the analysis of the majority of the wood samples using thin section slides. They were prepared and dyed with safranin red as it is

Table 1
Location and altitude of the studied sites with the radiocarbon ages of the *Pinus sylvestris* samples that were dated

Zonation	Studied sites	UTM coordinates	Age (years BP)	Altitude (masl)
East Zone	San Esteban del Valle (1)	30T 334924 4467023	1815 ± 25	1560
	Serranillos (2)	30T 334942 4463107	2440 ± 60	1580
	Villarejo del Valle (3)	30T 329600 4466500	–	1380
Central Part	Hoyos del Collado (4)	30T 312915 4472776	1670 ± 40	1700
	Hoyos del Espino- La Covacha (5)	30T 316246 4463863	1090 ± 30	1750
	Hoyos del Espino- Pradogrande (6)	30T 314000 4462300	–	1680
	Hoyos del Espino- Regajo del Acarreo (7)	30T 316661 4464047	1300 ± 60	1840
	La Herguijuela- Saucal (8)	30T 308097 4474045	–	1560
	La Herguijuela- Horcajos (9)	30T 310695 4475238	–	1650
	Navacepeda de Tormes- Cerro Triguero (11)	30T 311600 4462586	2085 ± 25	1560
	Navacepeda de Tormes- Dehesa del Prado de la Casa (10)	30T 312346 4461885	1090 ± 50	1630
	Navalperal de Tormes- Garganta de Gredos (12)	30T 306661 4460653	970 ± 60	1750
	Navalperal de Tormes- Laguna del Cervunal (13)	30T 305800 4463100	4350 ± 60	1790
	Navalperal de Tormes- Roncesvalles (14)	30T 307701 4463855	1560 ± 35	1570
	Navarredonda de Gredos (15)	30T 321105 4472504	–	1560
	San Martín del Pimpollar- Arroyo Arrovalle (16)	30T 326550 4470424	2320 ± 40	1300
	San Martín del Pimpollar- Arroyo de las Hoyuelas (17)	30T 323629 4471534	–	1410
Alto Alberche and Serrota	Cepeda la Mora (18)	30T 327801 4481724	–	1510
	Garganta del Villar (19)	30T 320108 4481597	2430 ± 15	1600
	Hoyocasero (20)	30T 330385 4478293	–	1500
	Navacepedilla de Corneja (21)	30T 315492 4481929	–	1650
	Navadijos (22)	30T 324314 4476124	1750 ± 45	1580
	Navalacruz- Arroyo del Medraero (23)	30T 331425 4482172	–	1620
	Navalacruz- Arroyo Obreguilla (24)	30T 340500 4478100	–	1110
	Navalacruz- Astillero (25)	30T 330879 4479167	860 ± 20	1490
	Navalosa (26)	30T 332963 4476959	–	1670
	Navalsauz- La Pobedilla (27)	30T 325880 4476936	–	1440
	Navalsauz- Huertos del Prado de la Casa (28)	30T 326901 4475345	–	1330
	Navalsauz- La Llaná (29)	30T 326064 4475807	–	1380
	Navaquesera (30)	30T 333879 4476959	5630 ± 70	1620
	San Martín de la Vega del Alberche- Ayo de la Piedad (31)	30T 316431 4478280	–	1500
	San Martín de la Vega del Alberche- Ayo de Pinorredondo (32)	30T 315088 4475772	1170 ± 40	1645
	Villafranca de la Sierra (33)	30T 321032 4483129	2830 ± 60	1800

Table 2
Absolute frequencies of taxa in the sites with megarests in the Gredos mountain range

Taxa	Sites																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Pinus gr sylvestris</i>	2		1	2	1	1	4	2	2	1	2	7	6	1	3	4	1
<i>Pinus sylvestris</i>	1	1			7	1	1					1					
<i>Juniperus sp</i>																	
<i>Quercus subgen Quercus</i>													3				
<i>Betula sp</i>												2					
<i>Salix</i>															1		
<i>Populus</i>								2									
<i>Cytisus scoparius tp</i>					1				1			2					
Taxa	Sites																
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
<i>Pinus gr sylvestris</i>		2	2		1			1	6		1	3	2	2	8	4	
<i>Pinus sylvestris</i>	1										1						
<i>Juniperus sp</i>		1															
<i>Quercus subgen Quercus</i>						2					1						
<i>Betula sp</i>																	
<i>Salix</i>				2						1							
<i>Populus</i>							1			2						1	
<i>Cytisus scoparius tp</i>																1	
<i>Maloideae</i>							2										

The names of the sites numbers are listed in Table 1 and the legend of Fig. 2.

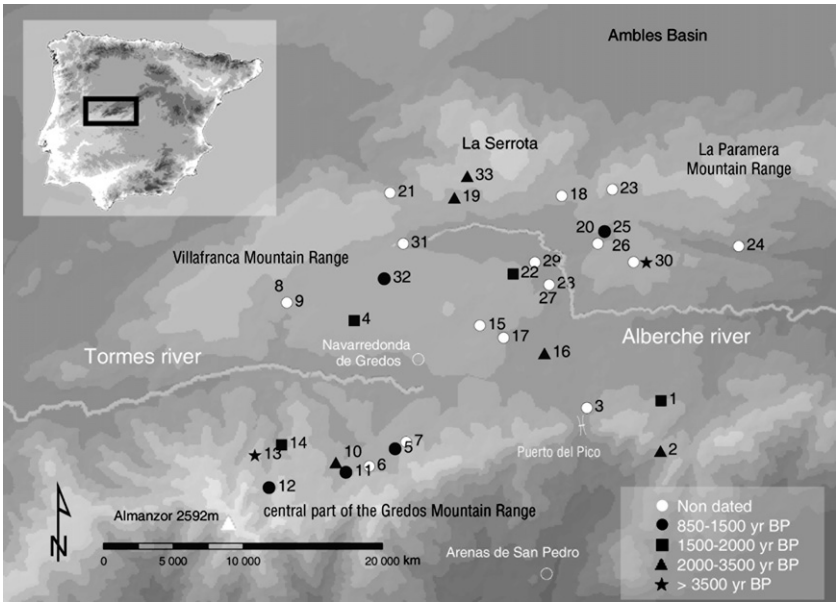


Fig. 2. Location map showing the sampled sites in the Gredos mountain range: San Esteban del Valle (1); Serranillos (2); Villarejo del Valle (3); Hoyos del Collado (4); Hoyos del Espino—La Covacha (5); Hoyos del Espino—Pradogrande (6); Hoyos del Espino—Regajo del Acarreo (7); La Herguijuela—Saucal (8); La Herguijuela—Horcajos (9) Navacepeda de Tormes- Dehesa del Prado de la Casa (10); Navacepeda de Tormes—Cerro Triguero (11); Navalperal de Tormes—Garganta de Gredos (12); Navalperal de Tormes—Laguna del Cervunal (13); Navalperal de Tormes- Roncesvalles (14); Navarredonda de Gredos (15); San Martín del Pimpollar—Arroyo Arrovalle (16); San Martín del Pimpollar—Arroyo de las Hoyuelas (17); Cepeda la Mora (18); Garganta del Villar (19); Hoyocasero (20); Navacepedilla de Corneja (21); Navadijos (22); Navalacruz- Arroyo del Medraero (23); Navalacruz- Arroyo Obreguilla (24); Navalacruz- Astillero (25); Navalosa (26); Navalsauz -La Pobedilla (27); Navalsauz -Huertos del Prado de la Casa (28); Navalsauz -La Llanailla (29); Navaquesera (30); San Martín de la Vega del Alberche—Arroyo de la Piedad (31); San Martín de la Vega del Alberche—Arroyo de Pinorredondo (32); Villafranca de la Sierra (33).

described in Schweingrüber (1990). The carbonised wood and the easily fractured remains were observed using reflection microscopy.

The identification was made using common keys of wood anatomy identification (Jacquot, 1955; Greguss, 1955, 1959; Peraza, 1964; García and Guindeo, 1988; de

Palacios, 1997; Schweingrüber, 1990; Schoch et al., 2004) and wherever possible, they were compared with reference collections: U.D. Tecnología de la Madera and U.D. Botánica of the Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes (U.P.M., Madrid, Spain).

Although considerable research exists on the anatomic discrimination of the European woods, there is a lack of consensus about the identification of the Iberian mountain pines (such as *P. sylvestris*, *P. nigra* and *Pinus uncinata*). Whereas some anatomists propose characters for the taxonomic identification of these species (see Greguss, 1955, 1959; Jacquot, 1955; García and Guindeo, 1988) other authors believe that our current knowledge does not allow us an unequivocal identification amongst these three species (Schweingrüber, 1990; Carcaillet and Vernet, 2001). The intraspecific variability of the wood anatomy of these species appears to be the cause of this lack of agreement among researchers.

The anatomical features that characterize the wood of the group *P. sylvestris* are (Fig. 3):

- (1) Wood without vessels (with tracheids only), that presents resin ducts in early and late-wood (Fig. 3a).
- (2) Cross-fields in the radial section with one (rarely two) large fenestriform pinoid pit (Fig. 3b).
- (3) Radial tracheids with wall thickenings that appear tooth-like, higher than 5 µm, frequently occupying more than one-half the height of the cell lumen (Fig. 3b).
- (4) Uniseriate rays (rarely biseriate) of 3–10 cells height (Fig. 3c), sometimes with resin canals.

The following main features are useful to distinguish *P. sylvestris* from the other Iberian species of the group

(*P. uncinata* and *P. nigra*), according to Greguss (1955), Jacquot (1955), García and Guindeo (1988) and our own observations:

- (a) Resin canals with thin-walled epithelial cells.
- (b) Transversal ray tracheids with concrescent tooth-shaped walls in early-wood, communicating occasionally as reticulate thickenings.

These features have allowed the identification of species in woods old enough to produce mature wood. Hence, we only selected as identifiable, samples with more than 40 rings, to avoid the higher variability observed in juvenile wood (Sauter et al., 1999; Mutz et al., 2004).

A comparative morphological study was done on fossil strobili, focusing on the diagnostic characters described for the European conifers (Tutin, 1964–1980; Castroviejo et al., 1986–2004). Once the genus and the type were identified, the analysis focused on mountain pines (Galera, 1993; Roig et al., 1997; Alcalde et al., 2001) to obtain the specific range of the remains collected.

Some of the biggest logs were dated with radiocarbon and circular sections were extracted in order to analyse the growth rings. Measurement of the rings in several radial alignments and medium sequences were made. They were adjusted in the time after calibration and depending on the provenance of the dated sample.

Seventeen radiocarbon dates were obtained from samples of wood taken from the outer heartwood rings of the logs. Dates were calibrated using the CALIB 5.0 software (Stuiver and Reimer, 1993, version 5.0) with the IntCal04 dataset (Reimer et al., 2004), and rounded to the nearest 10 years for samples with standard deviations greater than 50

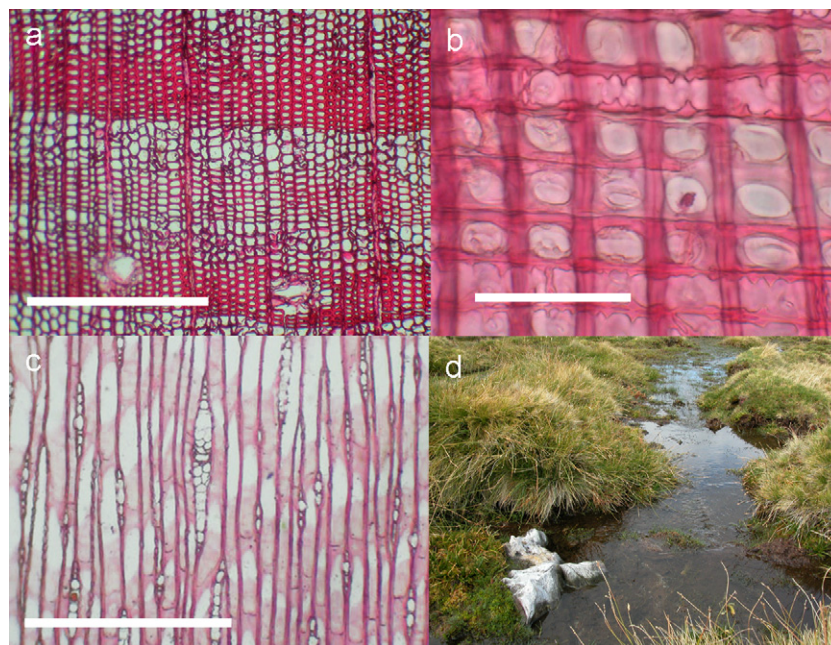


Fig. 3. Wood anatomy of *P. sylvestris*: (a) transversal section, scale bar: 500 µm; (b) radial section, scale bar: 60 µm; (c) tangential section, scale bar: 400 µm; (d) Upright stump (*in situ*, in its living position) in Paraje de Roncesvalles (Site of Navalperal de Tormes-Roncesvalles).

years. The intercept with 2 sigma and a probability range at $p = 1.0$ and its' means are reported.

New dendrochronological cores of *P. nigra* living trees were extracted in El Arenal County and in the pine forests over the Southern slopes of Puerto del Pico (Cuevas del Valle) (Table 5).

4. Results

The study of the taphonomic processes suffered by megafossils, as well as their abundance and distribution, allows us to suppose that they were not isolated trees in a marginal area different from a forested one. Moreover, in the sites of Pradogrande (Hoyos del Espino) y La Cañada (Navalosa) 27 well-preserved pine cones were recovered, all of them identified as *P. sylvestris* remnants. In the first of the above sites, a detailed study of the charcoal found in the peat-bog was done (Tables 2 and 3).

The totality of the samples was located in a wide altitudinal range. *Pinus* gr. *sylvestris* remains were recovered from 1300 m (Arrovalle, San Martín del Pimpollar, that yield a radiocarbon age of 2320 ± 40 BP) to 1790 m (Laguna del Cervunal, Navalperal de Tormes, dated as 4350 ± 60 BP) (Figs. 4 and 5).

Regarding the identification of the taxa, *Salix* remains correspond with an arboreal species of the genus. Taking into account local ecology it is possible that they might belong to *Salix atrocinerea*. Woods of *Populus* can be assigned either to the boreo-nemoral species *Populus tremula* or the riparian *Populus nigra*. Remains of *Quercus* are of the deciduous type, including marcescents (ring porous, clearly differentiated), with vessels of intermediate

size between the evergreen ones (tp *ilex*) and strictly deciduous ones (tp *robur*). Remains of pine cones and charcoal belong mainly to *P. sylvestris*.

A total number of 17 specimens were dated by the conventional radiocarbon dating method, reaching the last 6500 years Cal BP. Most of the dated samples extend over the last 3000 BP years.

Tables 4 and 5 include the results obtained from individual fossil chronologies elaborated from aged specimens of *P. sylvestris* in the same regional range. It is an ensemble of floating chronologies disposed regularly but discontinuously, spanned from 763 BC through 1144 AD. The longest of those ring-width series is close to 200 years, the mean being situated around 100 years. The growth rates of the fossil trees were, in some cases, similar to present-day trees. This was especially true in the bigger logs and in those that were better preserved, as the magnificent trunk located in Puerto de Serranillos.

5. Discussion

5.1. Geobotanical, biogeographical and ecological implications

The taxonomic accuracy resulting from the analysis of the remains supports the hypothesis of the autochthonous character of *P. sylvestris* on these territories. The results are of special significance since these sites constitute the western limit of the species' world range. The 149 fossil remains of *Pinus* that were identified in this study, which span the last 6500 years, are located in a vast area that extends through the Gredos, Serrota, Paramera and Villafranca mountains and the Tormes and Alberche watersheds, exceeding 1000 km².

The distribution of the vegetation belts in the Mediterranean region is frequently defined in terms of temperature. They are particularly affected by winter temperatures (e.g. Ozenda, 1975; Quézel and Médail, 2003). The altitudinal extent of the mountain-pine belt in Gredos, obtained from the analysis of macrorests, seems to have been stable during the last 6500 years ranging from 1300 m (the altitudinal lower limit) to around 1850 m (upper limit). This range is lower than the *P. sylvestris* range in Guadarrama, where pine forests are now widely distributed. A significant difference is observed in the lower limit:

Table 3

Absolute frequencies of taxa from charcoal and strobili remains studied in the sites of Pradogrande (Hoyos del Espino) and La Cañada (Navalosa)

Taxa	Sites	
	Pradogrande (Hoyos del Espino)	La Cañada (Navalosa)
<i>Pinus</i> gr <i>sylvestris</i> (charcoal)	36	—
<i>Pinus sylvestris</i> (strobili)	26	1
<i>Cytisus scoparius</i> tp (charcoal)	2	—
Pine cones (<i>Pinus</i> sp.)	5	—
Non-identifiable charcoal	1	—

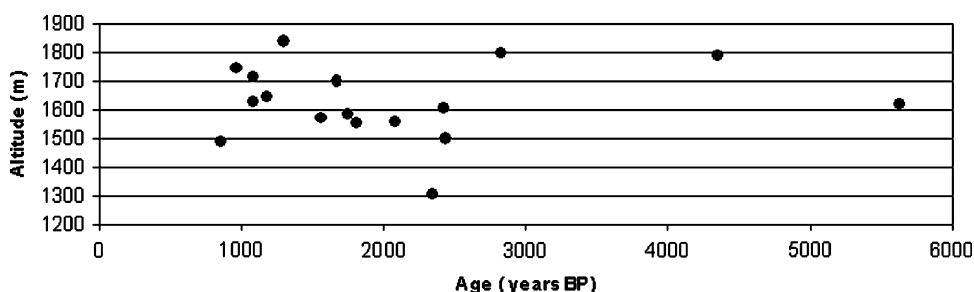


Fig. 4. Radiocarbon age and absolute altitude where the samples were located.

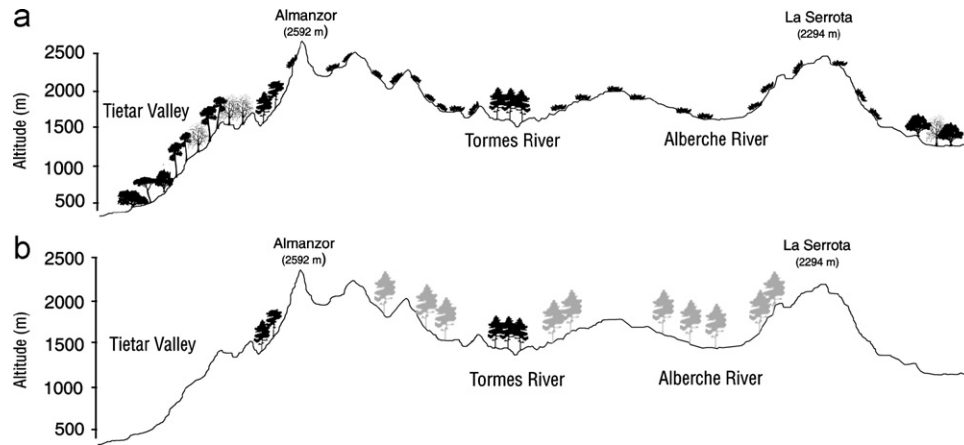


Fig. 5. : *P. sylvestris*/*P. nigra*. : *Q. pyrenaica*. : Sclerophyllous forest with *Q. ilex* subsp. *ballota* and *Q. suber*. : Pinewoods of *Pinus pinaster*. : *P. pinea*. : Alpine/subalpine shrub communities (*C. oromediterraneus*, *Genista cinerea*, *Adenocarpus hispanicus*); today representation of the vegetation in a cross section (a). Reconstruction of the pine presence of the *P. sylvestris/nigra* group between 3000 and 1000 years BP (b). Trees in black represent sites with nowadays presence of *P. sylvestris*. Trees in grey symbolize the location of sites with remains of the same species.

Table 4
Radiocarbon ages of the studied woods and growth data from the tree ring chronologies

Reference	Id sample	Site	Age 14 Cal yr BP	Years cal BC/AD	Mean	Number of years	Mean width of the tree rings
Pta-9240	NVL006	Navalacruz—Astillero	860 ± 20	1056 AD—1224 AD	1144 AD	57	2.53
Beta-187347	NVT012	Navalperal de Tormes-Pinarejos-Garganta de Gredos	970 ± 60	970 AD—1210 AD	1090 AD	168	0.49
Pta- 9249	HOY009	Hoyos del Espino- Pradogrande	1090 ± 30	893 AD—1013 AD	953 AD	66	1.62
Pta- 9245	SJG010	Navacepeda de Tormes-Cerro Triguero	1090 ± 50	783 AD—1026 AD	904 AD	—	—
Beta-215652	SMV003	San Martín de la Vega del Alberche-Pinorredondo	1170 ± 40	727 AD—975 AD	851 AD	—	—
Pta- 9261	HOY010	Hoyos del Espino-Regajo del Acarreo	1300 ± 60	640 AD—880 AD	760 AD	52	1.78
Pta-9243	NVT013	Navalperal de Tormes-Roncesvalles-Garg. de las Pozas	1560 ± 35	419 AD—574 AD	496 AD	77	3.31
Beta-208810	HOC001	Hoyos del Collado	1670 ± 40	254 AD—530 AD	392 AD	—	—
Pta-9231	NVD001	Navadijos	1750 ± 45	139 AD—398 AD	268 AD	62	1.66
Pta-9235	SEV001	San Esteban del Valle	1815 ± 25	128 AD—312 AD	220 AD	62	1.02
Pta-9247	SJG008	Navacepeda de Tormes- S. Juan de Gredos	2085 ± 25	177 BC—43 BC	110 BC	86	0.74
Beta-215651	SMP005	San Martín del Pimpollar	2350 ± 40	262 BC—727 BC	495 BC	—	—
Pta-9253	GDV002	Garganta del Villar	2430 ± 15	729 BC—409 BC	569 BC	86	3.05
Beta-187348	SER001	Puerto de Serranillos	2440 ± 60	760 BC—400 BC	580 BC	183	1.68
Beta-208822	VLF004	Villafranca de la Sierra-La Serrota	2830 ± 60	1190 BC—840 BC	1015 BC	—	—
Beta-208812	NPT001	Navalperal de Tormes-El Cervunal	4350 ± 60	3330 BC—2870 BC	3100 BC	—	—
Beta-208821	NVQ002	Navaquesera-La Cañada	5630 ± 70	4650 BC—4340 BC	4495 BC	—	—

Calibrated dates were obtained using CALIB 5.0 software (Stuiver and Reimer 1993) version 5.0, with the dataset IntCal04 (Reimer et al., 2004).

Table 5
Tree ring chronologies obtained in the Gredos mountain range

Location	Author(s)	Species	Geographic location	Altitude (m)	N	Chronology length
Navarredonda	K. Richter	<i>P. sylvestris</i>	40°20′–5°08′	1500	24	1769–1985 (217 years)
Hoyos del Espino	K. Richter	<i>P. sylvestris</i>	40°20′–5°10′	1500	21	1813–1985 (173 years)
Cuevas del Valle (*)	D. García & M. Génova	<i>P. sylvestris</i>	40°19′–5°01′	1500/1700	28	1740–2003 (264 years)
Piedralaves/Casavieja (*)	M. Génova	<i>P. nigra</i>	40°21′–4°40′	1300/1500	31	1667–1991 (325 years)
El Arenal (*)	M. Génova & D. García	<i>P. nigra</i>	40°17′–5°07′	1300/1600	51	1686–2002 (317 years)

The sites marked with (*) correspond with studies that have been recently enlarged or are today unpublished. N: number of sequences.

the fossil record suggests that the lower limit is around 1300 m, 400 m lower than many botanists consider natural for pine trees in eastern parts of the Iberian Central range, such as Guadarrama where this limit is defined around 1600–1800 (e.g. Rivas Martínez, 1982; Izco, 1984; Rivas Martínez et al., 1987; Martín et al., 1998). The lower limit for the altitude range of the fossil record is also lower than the upper limit of the range for the potential vegetation series of *Q. pyrenaica* in the Iberian Central range, which is defined around 1800 m (Sánchez Mata, 1989).

Although there is not enough data to present detailed climate inferences, the observations cohere with the global climate reconstructions that suggest a relative stability since 7000 Cal BP (e.g. COHMAP-Members, 1988; Davis et al., 2003; Andersen et al., 2004; Heiri et al., 2004). The data provided by the nearest meteorological stations is also coherent with the climatic parameters that characterize today *P. sylvestris* and *P. nigra* mountain forests (Gandullo and Sánchez Palomares, 1994).

The highlands and the northern slopes (Alto Alberche, Alto Tormes and Serrota mountains) situated in the rain shadow of winter winds, today have a climate with larger seasonal temperature variances and marked summer droughts than southern slopes. These conditions allow mountain pines to continue their dominance preventing *Q. pyrenaica* colonization. Nevertheless, the southern slopes, under the influence of a more temperate and humid climate, unfavourable to pines, could provide the conditions for the establishment of broadleaved communities, such as *Q. pyrenaica*.

Acknowledgement of the existence of a mountain pine forest belt through the last six millennia in Gredos shows that palaeophytogeographical work contradicts current assumptions about the occurrence of pine species in the Mediterranean ambit (Carrión et al., 2000). The results suggest that the vegetal succession models created from syntaxonomical studies that ignore the natural pine communities in these western mountains should be revised.

5.2. Causes of the pine decline

Concerning the whole Iberian Central range, different authors suggest that there is a relationship between the deforestations of the last millennia, linked with climatic changes, and the anthropogenic disturbances that occurred

during the Lateglacial and Holocene (Mancebo et al., 1993; Van der Knaap and Van Leeuwen, 1995; Franco et al., 1997; Martínez García and Costa, 2001).

Firstly, it is important to note that the relative magnitude of the climatic change through the end of the Quaternary and its significance for vegetation dynamics, differ highly depending on the location of the mountain within the whole range. In the westernmost portion of the Iberian Central range, wetter climatic conditions and temperate temperatures occurred around 9000 BP, resulting in an accelerated autogenic vegetational succession. The outcome of competition in those environments is the expansion of *Quercus*, while *Pinus* concentrations decline early, stopping them from being dominant as a forestry unit since the onset of the Holocene. The regional pollen diagrams of the Portuguese Estrela mountain range (van den Brink and Janssen, 1985), especially those from Lagoa Comprida and Charco da Candieira (Janssen and Wol-drinh, 1981; Van der Knaap and Van Leeuwen, 1994, 1995) show this pattern of early vegetal succession.

The Sierra de Guadarrama (east from Gredos) is characterized by sharp temperature contrasts that result in a more continental climate. Hence, pine forests here were the most extensive vegetation type during the whole Holocene. During the last millennium they went through a regression that did not result in the increase of dominance of other tree taxa such as *Quercus* (Franco et al., 1998). This temporal decline of the Guadarrama pinewoods is interpreted here just as the result of anthropogenic disturbance (Martínez García and Costa, 2001).

The Gredos mountain range, located between the two preceding mountains, reflects the gradient oceanicity/continentalicity that has been previously described from west to east. Here, pine forests maintained their hegemony during the Holocene, but experienced a progressive decline as times went by. Increases of *Quercus* (Franco et al., 1997) or of *Quercus* and *Betula* synchronically in western Gredos (Atienza, 1993; Franco, 1995) are recorded. Pine forests from the southern slopes of Gredos, directly exposed to the western oceanic influences, were the most affected by this process.

However, climate is not the only controlling factor in the general retraction of the pinewoods of Gredos during the Holocene, especially when we consider its northern slopes and highlands. Autoecological studies that have been

carried out for *P. sylvestris* and *P. nigra* in the Iberian Peninsula (Gandullo and Sánchez-Palomares, 1994) compared with the climatic, physiographic and soil parameters of Gredos, locate these mountains into the optimum for both species. Moreover, the modelling frameworks applied under the Breiman's random forest and neural networks algorithms present an extended potential area in the Central System mountain range (Benito et al., 2006). Consequently, abiotic parameters are not the only factors that control vegetal distribution, but there are other restrictions that should be considered as an essential part of the present day landscape interpretation. Human activity, accelerating the deforestation and erosion processes, seems to be the main factor determining the forest dynamics during historic times. The disappearance of almost all the pinewood in the Tormes and Alberche watersheds can be associated with anthropogenic activities during the Late Holocene.

5.3. Relationships between anthropogenic influence and ecological processes

Among the previously exposed factors, fire concurrence, either of anthropogenic or climatic origin, constitutes the trigger process that probably destabilized the dominance of established tree populations. This was exacerbated by the occurrence of exclusively anthropogenic activities such as tree cuttings, pasture and agriculture. Even considering regional variations, the regression of the mountain forests due to those causes is a generalized phenomenon in the whole Iberian Peninsula. In the mountains of Central Iberia, the correspondence between historic data seems to be connected with the descent of the arboreal covering. In Charco da Candieira (Portugal) any climatic signal in the pollen trends appears to be obscured by the anthropogenic signal from around 5500 BP (Van der Knaap and Van Leeuwen, 1995) although it was not until ca 2000 BP when most of the pollen diagrams have identified the anthropogenic signal as large-scale deforestation. In the Bejar mountain range, Atienza et al. (1990, 1991) detect that human impacts intensified at around 4000 BP. The mountains of Guadarrama and the nearby Ayllón mountain range suffered the same deforestation trends (Gil García, 1992; Vázquez and Ruiz-Zapata, 1992; Franco et al., 1997).

In Gredos, signs of human disturbance can be detected on the pollen records from around 2000 BP onwards, intensifying over the last 1000 years (Andrade et al., 1990; Dorado, 1993; Andrade et al., 1996; Franco et al., 1997). On one hand, the Roman occupation began in the first century B.C. (approx. 2000 BP); on the other hand the establishment of the “*Honrado Concejo de la Mesta*” transhumance system in the thirteenth century (ca 700 BP) seems to match with the historic turning points that are pointed out by the palaeocological reconstructions.

The use of fire as a tool to clear vast forest terrains with different purposes (defence, agriculture or grazing) could

be the crucial factor in the general decline of mountain pinewood in Gredos. The findings of charcoal samples in Hoyos del Espino-Pradogrande confirm the hypothesis of fire occurrence in mountain areas, at least during the last two millennia. Some studies of post-fire vegetation dynamics in Mediterranean areas reveal that, following large fires, *P. nigra* and *P. sylvestris* forests had high probability of evolving toward other successional stages dominated by other tree species or grasslands (Retana et al., 2002; Rodrigo et al., 2004). Resprouters, such as *Q. pyrenaica*, are favoured because of their ability to persist *in situ* through disturbance events such as fire, and they are also decisively involved in the succession patterns of the dominant species (Gracia et al., 2002). Other shrub communities of these Mediterranean mountains, dominated by species of Leguminosae (gen. *Adenocarpus*, *Cytisus*, *Genista*), also have higher resilience to fire than mountain pines (Fernández-Santos and Gómez-Gutiérrez, 1994; Fernández-Santos et al., 2004). Fire damage on ectomycorrhizal fungi of mountain pines should be also considered, since they can critically affect the persistence and stability of forests (Harvey et al., 1980; Dahlberg, 2002). The importance of those fungi in the survival rate of seedlings has been proven in pine stands (Honrubia et al., 1996; Amaranthus et al., 2004).

The expansion of extensive grazing systems could have had a growing importance towards the end of the Holocene. Seed and seedling predation and the barrier created by the herbaceous layer are today the mechanisms blocking the encroachment of *P. sylvestris* onto Mediterranean mountain environments, limiting regeneration and potential expansion of the forest (Castro et al., 2002). These statements agree with the hypothesis argued by other researchers for *P. nigra* in the Central Iberian range (Génova et al., 1988). Hence, fires, forest cuttings and the simultaneous increase of grazing could probably be the critical factors controlling the recolonization ability of the surviving trees.

Therefore, regarding forest management, *Pinus* stands differentiation into potential, permanent or anthropogenic forests becomes problematic. Under the context of current concern about biodiversity loss and the ‘best practice’ management policies of natural resources, it is essential to develop the research of today's relict pine stands. Dendrochronological studies appear to be an excellent tool to achieve these aims (Génova et al., 1993).

The processes limiting regeneration of some of the stands that persist today (e.g. Hoyocasero, southern slopes of the central part of the Gredos mountain range), must be studied in detail in order to propose the measures that guarantee their conservation, following the results of studies carried out in other marginal distribution areas.

Acknowledgments

The authors wish to express their gratitude to Violeta Roch for the processing of a great amount of samples and

José María Mancebo for his field assistance. Furthermore, the kind collaboration of the entire staff working on the Gredos Regional Park has been essential to achieve this work. We collectively thank the colleagues and friends who have accompanied us in fieldwork leading to this report, including Javier Maldonado, Salvia García Álvarez, David García Calvo, Rufino García García, Mercedes García Antón, Juan Carlos Moreno, Fátima Franco Múgica and Helios Sainz Ollero. The authors cordially thank the anonymous referees for the comprehensive and detailed review of the paper. We also thank Vanesa Castán Broto and Kathlyn Ehret for the revision of the English manuscript. This work was partially supported by grants of the Universidad Politécnica de Madrid (project 14591, AMO208) and the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (projects CGL2004-00048 and CGL-2006-02956-BOS).

References

- Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez, F., Maldonado, J., Morla, C., Postigo, J., 2001. Estudio de los macrorrestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campoo, Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59 (1), 101–112.
- Ali, A.A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P., Terral, J.F., 2005. *Pinus cembra* L. (Arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *Journal of Biogeography* 32 (9), 1659–1669.
- Amaranthus, M.P., Amaranthus, Z., Culp, M., 2004. Mushroom effect: pine survival following wildfires. *Arbor Age* 1 (1), 8–12.
- Andersen, K.K., Azuma, N., Barnola, J.M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Fluckiger, J., Fritzsche, D., Fujii, Y., Goto-Azuma, K., Gronvold, K., Gundestrup, N.S., Hansson, M., Huber, C., Hvidberg, C.S., Johnsen, S.J., Jonsell, U., Jouzel, J., Kipfstuhl, S., Landais, A., Leuenberger, M., Lorrain, R., Masson-Delmotte, V., Miller, H., Motoyama, H., Narita, H., Popp, T., Rasmussen, S.O., Raynaud, D., Rothlisberger, R., Ruth, U., Samyn, D., Schwander, J., Shoji, H., Siggard-Andersen, M.L., Steffensen, J.P., Stocker, T., Sveinbjornsdottir, A.E., Svensson, A., Takata, M., Tison, J.L., Thorsteinsson, T., Watanabe, O., Wilhelms, F., White, J.W.C., 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the Last Interglacial period. *Nature* 431 (7005), 147–151.
- Andrade, A., Martín Arroyo, T., Ruiz Zapata, B., 1990. Análisis palinológico de la cuenca alta del río Alberche (Ávila). *Actas de Gredos. Boletín Universitario* 10, 15–18.
- Andrade, A., Ruiz Zapata, B., Gil García, M.J., Fombella, M., 1996. Acción antrópica y su impacto sobre la vegetación, desde el tránsito subatlántico-subboreal, en la vertiente norte de la Sierra de Gredos (Ávila, España). *Estudios Palinológicos* 1996, 7–12.
- Atienza, M., 1993. Evolución del paisaje vegetal en las Sierras de Béjar y Francia durante el Holoceno a partir del análisis polínico. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.
- Atienza, M., Gómez Lobo, A., Ruiz Zapata, B., 1990. Estudio polínico de un depósito localizado en la Garganta del Trampal (Sierra de Béjar, Ávila). *Actas de Gredos. Boletín Universitario* 10, 19–23.
- Atienza, M., Dorado, M., Ruiz Zapata, B., 1991. Palinología en el estudio de la acción antrópica Aplicación de los depósitos localizados en la Sierra de Béjar y en la Sierra de Ávila (Ávila). *Boletín Universitario* 11, 31–38.
- Benito, M., Blazek, R., Neteler, M., Sanchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., Furlanello, C., 2006. Predicting habitat suitability with machine learning models: The potential area of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling* 197 (3–4), 383–393.
- Carcaillet, C., Vernet, J.L., 2001. Comments on “The Full-Glacial forests of Central and Southeastern Europe” by Willis et al. *Quaternary Research* 55 (3), 385–387.
- Carcaillet, C., Muller, S.D., 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? *Boreas* 34 (4), 468–476.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M., 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10 (2), 243–252.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science* 13, 725–731.
- Castroviejo, S., Lainz, M., López, G., Monserrat, P., Muñoz, F., Paiva, J., Villar, L., 1986–2004. Flora ibérica. Plantas Vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Real Jardín Botánico, C.S.I.C. Madrid, Madrid (pp. I–XV).
- COHMAP-Members, 1988. Climatic changes of the last 18,000 years: observations and model simulations. *Science* 241, 1043–1052.
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H. (Eds.), 1997. Los Bosques Ibéricos. Una Interpretación Geobotánica. Planeta, Barcelona, p. 597.
- Dahlberg, A., 2002. Effects of fire on ectomycorrhizal fungi in Fennoscandian boreal forests. *Silva Fennica* 36 (1), 69–80.
- Davis, B.A.S., Brewer, S., Stevenson, A.C., Guiot, J., 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews* 22 (15), 1701–1716.
- Dorado, M., 1993. Evolución de la vegetación durante el Holoceno en el valle de Amblés (Ávila). Estudio palinológico. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares.
- Farjon, A., 1984. In: Brill, E.J., Backhuys, W., (Eds.), *Pines: Drawings and Descriptions of the Genus. Leiden, Netherlands*.
- Fernández-Santos, B., Gómez-Gutiérrez, J.M., 1994. Changes in *Cytisus balansae* population after fire. *Journal of Vegetation Science* 5, 463–472.
- Fernández-Santos, B., Martínez, C., García, J.A., Puerto, A., 2004. Postfire regeneration in *Cytisus oromediterraneus*: sources of variation and morphology of the below-ground parts. *Acta Oecologica* 26, 149–156.
- Franco, F., 1995. Estudio Palinológico de turberas holocenas en el Sistema Central: reconstrucción paisajística y acción antrópica. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Franco, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1997. Impacto antrópico y dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años BP en la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos: Navarredonda (Ávila, España). *Révue de Paléobiologie de Genève* 16 (1), 29–45.
- Franco, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8 (1), 69–82.
- Galera, R.M., 1993. Variación morfológica de *Pinus sylvestris* L. en España: caracteres de acículas, piñas y piñones. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- Gandullo, J.M., Sánchez-Palomares, O., 1994. Estaciones Ecológicas de los Pinares Españoles. ICONA, Madrid.
- García, L., Guindeo, A., 1988. Anatomía e Identificación de las Maderas de Coníferas Españolas. AITIM, Madrid, (142pp).
- García Calvo, D., Génova, M., Gómez Manzanique, F., 2005. Los Estudios Dendrocronológicos en Maderas Subfósiles Como Informadores de la Historia Forestal. IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza.
- Gausson, H., 1949. L'influence du passé dans la repartition des Gymnospermes de la Péninsule Iberique. *Comptes Rendus du Congrès International de Géographie*. Lisbonne 2, 805–825.
- Génova, M., Gómez Manzanique, F., Regato, P., 1988. Sobre los pinares relictos de la sierra de Gredos (Ávila). *Actas del Simposio Internacional de Botánica Pius Font i Quer II*, 439–442.

- Génova, M., Fernández Cancio, A., Creus, J., 1993. Diez series medias de anillos de crecimiento en los sistemas Carpetano e Ibérico. Investigación agraria. Sistemas y Recursos Forestales 2 (2), 151–172.
- Génova, M., Fernández, A., Creus, J., 1997. Análisis dendroclimático del crecimiento de *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* en la Sierra de Guadarrama. Actas del I Congreso Forestal Español. Irati 1997 (I–II), 75–80.
- Gil García, M.J., 1992. Dinámica de la paleovegetación en el sector oriental del Sistema Central español durante el Holoceno, en base al análisis polínico. Implicaciones climáticas. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares.
- Gómez Manzaneque, F., 1988. Algunos taxones interesantes del suroeste madrileño. Stvdia Botanica 7, 257–261.
- Gracia, M., Retana, J., Roig, P., 2002. Mid-term successional patterns after fire of mixed pine-oak forests in NE Spain. Acta Oecologica 23 (6), 405–411.
- Greguss, P., 1955. Identification of Living Gymnosperms on the Basis of Xylotomy. Akadémiai Kiado, Budapest, (263pp).
- Greguss, P., 1959. Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Akadémiai Kiado, Budapest.
- Harvey, A.E., Larsen, M.J., Jurgensen, M.F., 1980. Partial cut harvesting and ectomycorrhizae: early effects in Douglas-fir and larch of western Montana. Canadian Journal of Forest Research 10, 436–440.
- Heiri, O., Tinner, W., Lotter, A.F., 2004. Evidence for cooler European summers during periods of changing meltwater flux to the North Atlantic. Proceedings of the National Academy of Sciences 101 (43), 15285–15288.
- Honrubia, G.M., Torres, M.P., Díaz, E.G., Barreno, R.E., Morte, G.A., Sánchez, S.F., Pérez, R.P., Sánchez, S.J.A., 1996. Efecto de las micorrizas en la restauración de las zonas afectadas por incendios forestales en la Comunidad Valenciana. In: Vallejo, R. (Ed.), La restauración de la Cubierta Vegetal en la Comunidad Valenciana. CEAM, Valencia, pp. 345–394.
- Izco, J., 1984. Madrid Verde. Ministerio de Agricultura. Pesca y Alimentación, Madrid, (517pp).
- Jacquot, C., 1955. Atlas d'anatomie des Bois des Conifères. Centre Technique du Bois, Paris, (133pp).
- Janssen, C.R., Woldringh, R.E., 1981. A preliminary radiocarbon dated pollen sequence from the Serra da Estrela, Portugal. Finisterra 16 (32), 229–309.
- Kullman, L., Kjällgren, L., 2006. Holocene pine tree-line evolution in the Swedish Scandes: Recent tree-line rise and climate change in a long-term perspective. Boreas 35 (1), 159–168.
- Laguna, M., 1879. M. El Valle de Iruelas. Montes 3, 481–491.
- Luceño, M., Vargas, P., 1991. Guía Botánica del Sistema Central Español. Ediciones Pirámide.
- Mancebo, J.M., Molina, J.R., Camino, F., 1993. *Pinus sylvestris* L. en la vertiente septentrional de la sierra de Gredos (Ávila). Ecología 7, 233–245.
- Martín, S., Díaz, F.P., De Miguel, J., 1998. Regiones de procedencia de las especies forestales españolas. Géneros Abies, Fagus, *Pinus* y *Quercus*. Servicio de Material Genético de la Dirección General de la Naturaleza. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Martínez García, F., Costa, M., 2001. La interpretación de los bosques de *Pinus sylvestris* L. del Sistema Central español en la literatura geobotánica y forestal. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural 96 (3–4), 27–68.
- Mirov, N.T., 1967. The Genus *Pinus*. Ronald Press Co., New York.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E., 1991. Pollen Analysis. Blackwell Science, Malden, MA.
- Mutz, R., Guille, E., Sauter, U.H., Nepveu, G., 2004. Modelling juvenile-mature wood transition in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) using nonlinear mixed-effects models. Annals of Forest Science 61, 831–841.
- Ozenda, P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin Méditerranéen. Doc. Cartogr. Ecol. 16, 1–32.
- de Palacios, P., 1997. Anatomía de maderas de coníferas a nivel de especie. Región norteamericana y europea. Tesis doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Peraza, C., 1964. Estudio de las maderas de coníferas españolas y de la zona norte de Marruecos. Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid, 112pp.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. Ecologie et Biogéographie des Forêts du bassin Méditerranéen. Elsevier, Amsterdam.
- Regato, P., Génova, M., Gómez Manzaneque, F., 1992. Las representaciones relictas de *Pinus nigra* Arnold en el Sistema Central español. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología 88 (1–4), 63–71.
- Reimer, P., Baillie, M., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J., Bertrand, C., Blackwell, P., Buck, C.B.G., Cutler, K., Damon, P., Edwards, R., Fairbanks, R., Friedrich, M., Guilderson, T., Hughen, K., Kromer, B., McCormac, F., Manning, S., Bronk Ramsey, C., Reimer, R., Remmele, S., Southon, J., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F., van der Plicht, J., Weyhenmeyer, C., 2004. IntCal04 Terrestrial radiocarbon age calibration, 26–0 ka BP. Radiocarbon 46, 1029–1058.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordonez, J.L., de Sola-Morales, F., 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. Ecoscience 9 (1), 89–97.
- Richter, K., 1988. Dendrochronologische und Dendroklimatologische Untersuchungen an Kiefern (*Pinus* sp.). In: Spanien, Dissertation, University of Hamburg, 296pp.
- Rivas Martínez, S., 1982. Memoria del Mapa de las Series de Vegetación de la Provincia de Madrid. Diputación de Madrid, Madrid.
- Rivas-Martínez, S., 1987. Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA, Serie Técnica, Madrid, (268pp).
- Rivas-Martínez, S., Belmonte, D., Cantó, P., Fernández-González, F., De la Fuente, V., Moreno, J.M., Sánchez Mata, D., Sancho, L.G., 1987. Piñales, enebrales y pinares oromediterráneos (*Pino-Cytision oromediterranei*) en el Sistema Central. Lazaroa 7, 93–124.
- Rodrigo, A., Retana, J., Picó, F.X., 2004. Direct regeneration is not the only response of mediterranean forests to large fires. Ecology 85 (3), 716–729.
- Roig, S., Gómez, F., Masedo, F., Morla, C., Dánchez, L., 1997. Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). Anales del Jardín Botánico de Madrid 55 (1), 111–123.
- Ruiz de la Torre, J., 2002. Mapa forestal de España: memoria general. Escala 1:1.000.000 Organismo Autónomo Parques Nacionales, D.L., Madrid, 554pp.
- Sánchez Mata, D., 1989. Flora y vegetación del Macizo Oriental de la Sierra de Gredos (Ávila). Publ. Inst. Gran Duque de Alba 25.
- Sauter, U.H., Mutz, R., Munro, B.D., 1999. Determining juvenile-mature wood transition in Scots pine using latewood density. Wood and Fiber Science 31 (4), 416–425.
- Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F.H., Kienast, F., 2004. Wood anatomy of central European species. Online version: <www.woodanatomy.ch>.
- Schweingruber, F., 1990. Anatomy of European woods. WSL/FNP, Paul Haupt Berne & Stuttgart Publishers, Stuttgart.
- Stuiver, M., Reimer, P.J., 1993. Extended 14C database and revised CALIB radiocarbon calibration program, Radiocarbon 35:215–230. CALIB 5.0 radiocarbon calibration program is available online on: <<http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/>>.
- Tutin, T.G., 1964–1980. Flora Europaea, vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Van den Brink, L.M., Janssen, C.R., 1985. The effect of human activities during cultural phases on the development of montane vegetation in the Serra da Estrela, Portugal. Review of Paleobotany and Palynology 4 (3), 193–215.
- Van der Knaap, W.O., Van Leeuwen, J.F.N., 1994. Holocene vegetation, human impact, and climatic change in the Serra Da Estrela. Portugal-Dissertationes Botanicae 234, 497–535.

- Van der Knaap, W.O., Van Leeuwen, J.F.N., 1995. Holocene vegetation succession and degradation as responses to climatic-change and human activity in the Serra de Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89 (3–4), 153–211.
- Vázquez, R., Ruiz-Zapata, B., 1992. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación durante los últimos 2000 años en la zona oriental de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central Español), a través del análisis polínico. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 88, 235–250.
- Willkomm, M., 1896. *Die Vegetation der Erde. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

1 Abundant Holocene megafossil evidence from Central
2 Iberia opens a new perspective on tree-ring studies in the
3 Mediterranean.

4

5 Juan M. Rubiales ^{*a} and María M. Génova ^a

6

7 * Corresponding Author. Email: jm.rubiales@upm.es

8 ^a Escuela de Ingeniería Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid, 28040
9 Madrid (Spain).

10

11 **Abstract**

12 Macro- and megafossil studies provide information of great value in palaeoecology because such
13 evidence is spatially precise, directly radiocarbon dated and usually taxon-specific. However, few
14 areas of southern Europe have a high density of sites with Holocene tree remains. Here, we
15 present macro- and megafossil data from eight new sites in the Gredos Mountains (Iberian
16 Peninsula) and the first results on the development of tree-ring chronologies from sub-fossil
17 woods. Palaeoenvironmental evidence portrays a relatively stable picture of tree distribution over
18 time and suggests the persistence of a widespread belt of pinewoods in the highlands of the
19 Central Iberian Mountains. The well preserved cones found at several sites enlarge the
20 taxonomic information available and reveal that both *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* were
21 present during the mid- and late Holocene in the area. Radiocarbon dating, tree ring
22 measurement and preliminary cross-dating of 26 pine sub-fossil logs demonstrate the potential of
23 obtaining a long pine chronology from the mountains of Central Iberia.

24

25 Keywords: macrofossil, historical biogeography, palaeoecology, Iberian Peninsula, *Pinus*
26 *sylvestris*, *Pinus nigra*

27

28 ***Introduction***

29 One of the first challenges faced by the pioneer scholars in the field of Quaternary research was
30 to explain the occurrence of well preserved fossil trunks of pines in areas of northern Europe
31 where pines are extinct. Birks (2008) describes the history of this question. Beginning at the end
32 of the 18th century, the study of buried trees in Scotland and Denmark attracted enormous
33 interest from scientists, who tried to find reasonable explanations for these findings. When
34 scientists were able to discuss the biogeographic significance of such discoveries and study the
35 environmental conditions by analysing tree rings, these studies became the first milestones in
36 Quaternary science (e.g., Dau, 1829, Steenstrup, 1841, Vaupell, 1857). They reported the first
37 evidence of long-term changes in the environment and the first information on the distribution of
38 trees through time.

39

40 The techniques of megafossil based analysis and dendroecology were not restricted to the early
41 years of research in Quaternary science. Their development continued during the subsequent
42 centuries, and they have since been used extensively to address a diversity of long-term
43 environmental research issues (e.g., Bennett, 1984, Gear and Huntley, 1991, Helama et al. 2005,
44 MacDonald, 2006, Kullman, 2008). In the past decades, tree-ring data have been obtained from a
45 number of locations to produce annually resolved reconstructions of temperature spanning
46 several millennia. Not surprisingly, studies of this sort are confined to a well-defined area of the
47 Northern Hemisphere, owing primarily to the abundance of environments suitable for wood
48 preservation. This limited geographical area extends from middle latitudes to the highest latitudes
49 and coincides roughly with the Arctic and Atlantic regions.

50

51 To our knowledge, no attempts have been made to apply dendrochronological analysis to fossil
52 or subfossil woods in Mediterranean environments other than the Gredos Mountains (Central

Range, Iberian peninsula), where an area having a high density of sites with well-preserved megafossils has recently been located. Macrofossil evidence has served to tackle diverse environmental issues, has illustrated the historical presence of pinewoods and has helped to focus attention on the individual trees surviving in the area. Investigations have resulted in proposed guidelines for conservation and management based on long-term ecology (Rubiales et al., 2007, Génova et al., 2009). The general outline of the vegetation history of the Central Range since the mid-Holocene is relatively well known (Franco, 2009, Rubiales et al., 2010). However, little information is available about the processes driving a presumably recent demise of forests in the area. In this region, tree ring records are able to provide data allowing greater chronological resolution and detail than any other long-term ecological technique commonly used in Iberia to date. The use of tree-ring records could also forge a stronger link between investigations of living stands, fossil specimens and historical documentation, three areas of research that can seldom be integrated with environmental data.

The previously documented range contraction of pinewoods and the outlook provided by projected climatic scenarios raise additional important questions. First, what was the greatest area occupied by forests during the late Holocene? Second, is there evidence of altitudinal migration of the forests owing to climatic variations during the Holocene? Third, which species of pines were involved in the vegetation history of Gredos? Here, we attempted to answer these questions and to look more deeply into the late-Holocene history of these pinewoods, with an emphasis on the northern and central regions of Gredos (the mountains of Villafranca and Serrota and Macizo Central) in which new sites with macrofossils have been located. Further, we explored the potential of developing a long regional tree-ring chronology from living specimens and subfossil wood that could serve to reconstruct climatic parameters and to date other megafossils and archaeological materials precisely.

78 **Study area**

79 The Central Range, in the central part of the Iberian Peninsula, divides the Duero and Tajo basins
80 from west to east. The Gredos Mountains are the most important system in this range. They
81 extend for ~150 km and include the highest point of central Iberia (Almanzor, 2592 m a.s.l.). The
82 bedrock is composed of siliceous rocks, primarily granites and gneisses that were
83 geomorphologically modelled by horst-graben tectonics. The climate is montane mediterranean,
84 with an intense summer drought and great seasonal variation in temperature. The mean annual
85 temperature is approximately 10 °C, and the annual rainfall varies between ~1000 and ~2000
86 mm (Morla and García, 2009).

87

88 The vegetation includes both evergreen and deciduous species. Up to ~1200 m, evergreen oaks
89 (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. and *Quercus suber* L. on the southern slopes), pines
90 (*Pinus pinaster* Ait and *P. pinea* L.) and mixed forest predominate. The pinewoods are most likely
91 to occupy sandy and xeric enclaves. *Quercus pyrenaica* L. and *Pinus pinaster* Aiton occur up to
92 1400 m. The tree line reaches ~1800 m a.s.l. on the southern slopes, with isolated and dispersed
93 stands of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco and *Pinus sylvestris* L. (Génova et al.,
94 1988). The upper zone is frequently treeless, although some pine stands occur in the highlands
95 (e.g., Hoyos del Espino and Navarredonda de Gredos). At the highest altitudes, a shrub
96 community composed of broom (*Cytisus oromediterraneus*) and prostrate juniper (*Juniperus*
97 *communis* subsp. *nana*) is dominant, along with alpine pastures (Ruiz de la Torre, 2002, Gómez
98 Manzaneque, 2009).

99

100 **Materials and methods**

101 **Macrofossil analysis: wood identification, radiocarbon dating and tree ring**

102 **measurements**

103 An extensive search for new woody samples was conducted by screening small mires and the
104 banks of streams at medium to high altitudes (1500-1800 m). New data were obtained from 8
105 different sites (Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3). In all, 187 macrofossils (mainly pine cones, stumps and logs)
106 were identified, and 22 logs and 4 sections of archaeological wood from ancient structures were
107 recovered, radiocarbon dated and analysed for dendrochronological purposes. The woody
108 remains could occasionally be identified to the species level, but most of the pine remains could
109 be identified only to the group level based on the anatomical features of the wood (see Rubiales
110 et al., 2007, 2008).

111

112 Based on the site location and the size of the remains recovered, samples were selected to be
113 radiocarbon dated and dendrochronologically analysed. Thin sections (approximately 15 to 20 μm
114 thick) of all the selected samples were obtained using a sliding microtome. Slices were stained
115 with safranin, dehydrated with alcohol and a solvent and clearing agent (Histoclear). Sections
116 were then mounted on coated slides, coverslipped with a hardening epoxy (Eukit) and dried at
117 ambient temperature. The other woody remains were examined under reflected-light microscopy
118 at different magnifications (50x, 100x and 200x), a method commonly used to examine fragments
119 of charcoal. The samples were fractured manually to obtain transversally, radially and tangentially
120 aligned surfaces suitable for microscopic analysis. Wood identification was achieved using keys
121 to wood anatomy, including García and Guindeo (1988), Schweingruber (1990) and Vernet et al.
122 (2001). In doubtful cases, the samples were compared with slides from the wood reference
123 collection of the Universidad Politécnica de Madrid.

124

Radiocarbon dates were obtained from samples taken from the outer heartwood rings (approximately 20) of the logs. Dates were obtained both with conventional radiocarbon procedures and with AMS (Beta Analytic, Inc, QUADRU - Quaternary Dating Research Unit and 14CHRONO Centre) and were calibrated using the *CALIB 6.0.1* software (Stuiver and Reimer, 1993) with the last dataset available (INTCAL 09, Reimer et al., 2009). The dates were expressed as 2 sigma calibrated years BP. The dated parts of each measured floating series were assigned an approximate location according to the most probable year to which the part corresponded, using the median probability as suggested by Telford et al. (2004).

Trunk sections from megafossils were analysed and processed according to the standard methods used for living specimens. After surface preparation (sanding), the tree rings were counted, and the ring widths were measured on several radii of the sample (3 to 6, depending on shape and origin). In general, fewer radii were needed for regularly shaped stems. Sections of irregularly shaped stumps required more careful examination because these portions of the trees could easily be affected by root growths and root-related mechanical effects. Ring-width measurements were made using a stereomicroscope and a LINTAB positioning table connected to TSAP 3 and TSAPwin 4.64 (Time Series Analysis and Presentation software). The same software was used to perform the cross-dating and correlation analysis for the series that produced floating chronologies.

Results

Mega- and macrofossils

Only six taxa were identified in the assemblages. The highland pines were the most well-represented group (Table 1, Fig. 4, 5). The newly discovered tree macrofossils were recovered from a wide altitudinal interval, from approximately 1500 m (El Colmenar) to approximately 1900

m (Prado de las Pozas, Navarredonda de Gredos, Fig. 6). The wood assemblage included other taxa of minor importance, such as birch (*Betula alba* L.), hazelnut (*Corylus avellana* L.), deciduous oaks (*Quercus*), junipers (*Juniperus*) and shrubs (Leguminosae).

Cones

Most of the cones showed features that enabled them to be identified to the species level. The most frequent type of cone, corresponding to *Pinus sylvestris*, was 2–5 x 1.5–3.5 cm in size. The scales contained flat or slightly curved apophyses and were rhombic in shape; the umbo was muticous or minutely mucronate. Eighty-one cones corresponding to this description were identified at four different sites: San Juan de Gredos, El Colmenar, Navalosa and Puerto de Villatoro. At this last site, one pine cone showed rounded apophyses and eccentric, hook-like umboes (Fig. 5), features that clearly correspond to *Pinus nigra* Arnold, as reported by Farjon (1984) and Franco (1986). Its size was similar to that of the cones of *P. sylvestris*. This cone was additionally radiocarbon dated. Eight other cones were not sufficiently well preserved to be identified.

Radiocarbon dating and tree ring series from selected megafossils

Radiocarbon dating does not cover the complete time span of subfossil occurrence reported in previous studies (Rubiales et al., 2007, 2009). Consequently, the results indicate that preserved pine material appears to cover the past 6500 years (Fig 3). The radiocarbon date on the cone of *Pinus nigra* revealed that the stand to which the fossil belonged was present until at least 1756±25 yr BP (1569-1729 Cal BP, UBA-17597).

A total of 102 radii from 26 trees were obtained and cross-dated within each tree (Fig. 7). The data showed that the samples were clustered around three periods: 800-1200, 1500-2000 and 2400-2600 cal yr BP. Additionally, 4 trunk sections recovered from archaeological material (beams from an ancient dwelling) were dated to approximately 450 cal yr BP. This finding

indicates that archaeological material may be explored to develop the chronology. No samples suitable for dendrochronological studies have yet been dated to the periods 500-700 Cal BP, 2000-2300 cal BP (both critical because they would allow dating of the majority of the floating series), 2700-3400 Cal BP and the longer period between ~4000 and ~6000 cal BP.

The length of the series varied between 184 and 50 years, with a mean of 87 years. The series showed mean sensitivity (MS) values ranging from 0.10 to 0.32 (Table 2). Excluding the youngest specimens (less than 70 years), all series had MS values higher than 0.17. These values are comparable with the range today observed for *Pinus sylvestris* and *P. nigra* in Central Spain (Richter et al. 1991, Génova et al., 1993, Benso 2007, Moya 2008).

Discussion

Biogeographic considerations

The new data presented in this paper document the long-term persistence of a widespread belt of pinewoods in the highlands of the Central Iberian Mountains. The finding of well-preserved cones, restricted until now to two sites in the area (Navalosa and Hoyos del Espino), enlarges the taxonomic information available and indicates that during the mid- to late Holocene, the distribution of *Pinus sylvestris* was more extensive than that of *Pinus nigra*, a taxon for which the first known (sub)fossil evidence is reported in this work. Macrofossil and pollen data from the last six millennia present a relatively stable picture of the tree distribution over time (Fig. 6). All pine fossils found at higher altitudes were located in the higher-altitude areas of the Gredos Mountains, suggesting that the tree lines in some areas were limited by the altitude of the mountains rather than by the requirements of the pines. A global view of the dataset for the entire Gredos area shows no indications of altitudinal (or spatial) migration. This result suggests a weak response because expansion and shrinkage in response to hypothetical climatic variations over the late Holocene seem improbable. Moreover, predictive modelling is consistent with the

197 macrofossil evidence because potential areas seem to have been rather stable in the period 6 to
198 0 kyr BP (Benito Garzón et al., 2007, 2008, see Fig. 8)

199 Previously radiocarbon dating has been applied at least once per site (Rubiales et al., 2007,
200 2009). Additional dating within the same site has only been accomplished under exceptional
201 circumstances. At the site of Villatoro, many megafossils suitable for tree-ring measurements
202 were found, and the specimens were distributed more broadly over the site than those found at
203 other sites in the area (Fig. 2). Accordingly, a greater chronological baseline was obtained by
204 dating six samples of wood. Except for the two youngest samples (dated to approximately 1000
205 cal BP), the remains recovered were not contemporaries and appear to be part of a long-term,
206 persistent occurrence involving several generations of pines (dated at approximately 1550, 1690,
207 1870 and 2420 cal BP)

208 Our results show a high degree of concordance with the available palynological results of sites
209 located at mid- to high- altitudes. Previous studies have also reported a heavy dominance of
210 pines in the highlands of Central Spain during the mid- and late Holocene (e.g., Franco-Múgica et
211 al. 1997, 1998, Andrade et al., 2007, Franco, 2009, López Merino et al., 2009). The data on pines
212 at the sites of Villatoro and Tribunales signal a northwards extension of the distribution of pines
213 during the late Holocene. The forest was not simply restricted to the highest mountains of
214 Gredos. Evidence of pine forests has also been found in the westernmost zones of the Valle
215 Amblés (i.e., the sites of Narrillos del Rebollar and Batuerna, López Sáez et al., 2009). At
216 approximately 3000 Cal BP, the contrast between the relatively moderate *Pinus* maximum (more
217 than 60%) detected in medium altitudes in the Sierra de Ávila (Narrillos del Rebollar), the low
218 percentages (approximately 20%) from the bottom of the valley (Batuerna) and the lack of
219 significant signals at any of the other sites situated further East indicate that the dominance of
220 pines seems to be restricted to high altitudes (higher than 1400 m). Studies of modern pollen
221 deposition show, however, that *Pinus* pollen can nevertheless be well represented in areas

222 without tree cover, with the percentages of occurrence varying between 10 and 40% of the
 223 spectra (e.g., Andrade et al., 1994).

224 The first subfossil evidence of *Pinus nigra* in the innermost mountains of Gredos (Puerto de
 225 Villatoro) is especially interesting. According to predictive modelling (Benito et al., 2007), this
 226 area, unlike the Central Massif, is highly suitable for *Pinus nigra* (see Fig. 8). Presently, the
 227 species rarely occurs on siliceous bedrock. Its range in central and western Spain is restricted to
 228 a few small stands situated primarily in Gredos and, marginally, in the Guadarrama Mountains
 229 and on the Northern Plateau (Costa et al., 1997). Increasing palaeoecological evidence indicates
 230 that its presence on the boundary of the northern Iberian Plateau during the Holocene was much
 231 more significant than it is today (García Amorena et al., 2011) and that this pattern can also be
 232 found in other areas of southern and eastern Spain, as shown by archaeological sites (e.g., Badal
 233 et al., 1994, Alejano and Martínez Montes, 2006) and pollen data (e.g., Carrión et al., 2001,
 234 Anderson et al., in press). Furthermore, the lack of detailed taxonomic information in the
 235 palaeoecological data means that the role of *Pinus nigra* in heavily disturbed areas remains
 236 unclear, as is the case, for instance, for the medium altitudes of the Cerrato or the Cantabrian
 237 mountains (García Antón et al., 2011, Rubiales et al., in rev-a).

238 Fire resulting from natural or anthropogenic causes has been widely cited as the most important
 239 factor responsible for the demise of pines (e.g., Rubiales et al., 2007; Morla et al., 2009, López
 240 Merino et al., 2010). However, both the timing and the anthropogenic processes involved in the
 241 demise have only been explored to a moderate extent. Most of the samples correspond to the
 242 period 3000-800 Cal BP and more recent macrofossil records of pines are lacking. Dated series
 243 from living specimens begin in the 17th century (Génova, 2009). This gap in the evidence for the
 244 occurrence of pines does not seem to have a unique explanation. It is possible that the decline of
 245 the pines may have occurred gradually. The evidence from Villatoro and the asynchronous
 246 pattern of the last macrofossil occurrence give reason to suppose that climatic factors may not

have been responsible for the decay and death of the specimens. In this context, the dendroecological examination of the tree sections did not reveal any clear evidence of decay. However, it should be noted that the outer rings (those that would most likely exhibit this pattern) are often not preserved and that the recorded ring-width data generally represent heartwood samples.

Dendroecological considerations concerning subfossil specimens: prospects and limitations

The discovery of large numbers of megafossils suitable for dendrochronological examination and the subsequent development of floating chronologies open new directions for the study of the history of pinewoods and climate in the region from a long-term perspective. Currently, palaeoenvironmental records covering the late Holocene in Spain with good temporal resolution have been only been developed to a moderate extent, and only limited data exist from central Iberia (see Pérez and Bóscolo, 2010). In this area, most of the information available regarding the past three millennia originates from palynological studies, which only record the climatic history after being filtered by vegetation responses that can be subject to anthropogenic interference (e.g., Franco-Múgica et al., 1998, López Merino et al., 2009, Rubiales et al., in rev-b). To date, furthermore, no high resolution palaeoclimatic records covering the past millennia have been obtained in central Spain.

Tree ring studies have been able to provide annually resolved proxy time series of climatic variations for different European locations and covering millennial time scales (e.g., Gunnarson and Linderholm 2002, Büntgen et al. 2005, Grudd 2008). In central Iberia, dendroclimatological studies from *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* have provided climatic information for the past four centuries (Génova, 1994, 2000, 2009, Fernández et al., 1996), thereby demonstrating the potential for the reconstruction of long-term regional climatic parameters in the Central Range.

271 These studies detected mixed temperature and precipitation signals. However, uncertainties
272 regarding possible climatic reconstructions from subfossil material have appeared because the
273 majority of the samples that have been discovered and analysed have been recovered from
274 peatlands. At least at northern latitudes, climate–growth response patterns are not the same in
275 trees living on peatland and in neighbouring dry sites. The climatic information furnished by
276 peatland Scots pines is weaker (Linderholm et al. 2002). However, it is notable that other
277 dendroecological studies based on subfossil material seem to have been highly successful in
278 reconstructing other ecological features (i.e., those linked with hydrological regimes), although
279 these series are not always annually resolved (e.g., Gunnarson, 2008, Moir et al., 2010).
280 Dendroecological studies based on subfossil material offer a higher resolution insight into past
281 conditions than is possible with existing pollen and radiocarbon-based reconstructions.

282 In the light of the tree ring data presented in this work, cross dating among sites would seem to
283 be a key step in the development of the chronology. To date, only weak correlations have been
284 found among sites, although clear periods of overlap have been identified (Fig. 7, Table 3). The
285 relatively low average number of measured tree rings in each series (~90) increases the
286 uncertainties in the correct cross dating of the series because the overlaps are potentially low.
287 The multi-step approach described by Wilson et al. (in press) using comparisons of tree ring data
288 transformed into first differences or the use of other independent environmental proxies as data
289 sources (e.g., blue intensity) may be crucial in this development.

290 Further research should focus on extending the chronologies from living specimens to the first
291 floating series (dated by radiocarbon at approximately 800-900 cal BP) throughout the historical
292 period, a task that now seems critical owing to the lack of subfossil remains from that period. The
293 concentration of effort on obtaining more archaeological material and the extensive replication of
294 data for the sites with the most recent radiocarbon dated samples seem to be the next steps

295 towards the challenging goal of obtaining the first long-term tree ring chronology for the
296 Mediterranean area.

297 **Acknowledgements**

298 We thank Carlos Morla and Fernando Gómez Manzaneque for their significant help with field
299 work, suggestions and support. The foresters from the Gredos Natural Park deserve special
300 thanks for their efforts in searching for and locating material and communicating their findings to
301 our team. We particularly thank Pedro Pérez, Florencio Martín, Javier Ruiz and Sergio Rastrero.
302 The assistance with field work furnished by Nacho García Amorena, Rufino García, Ramón
303 Alegría, Mercedes García Antón, Miguel Angel Casado, Juan Carlos Moreno, Juan Carlos
304 Palomo, José Carlos Miranda, and our colleagues from the Unidad de Botánica is much
305 appreciated. David García-Calvo measured part of the dendrochronological material and,
306 together with Violeta Roch, helped with the processing and study of the sites and materials.
307 Enrique Garriga (INIA) helped with the sanding of some samples. Guillermo Gea and Isabel
308 Cañellas (INIA) helped with the logistics. Josué de Esteban also provided information of great
309 value for locating the sites of Tribunales, in la Serrota. This research was funded by the national
310 projects CGL2008-06005 BOS, CGL-2009-6988 and the Junta de Castilla y León.

311 **References**

312 Alcalde, C., García-Amorena, I., García Alvarez, S., García Calvo, D., García García, R.,
313 Génova, M., Gil Borrell, P., Gómez Manzaneque, F., Maldonado, J., Morla, C., 2006.
314 Contribución de la Paleofitogeografía a la interpretación del paisaje vegetal ibérico. Invest. agrar.
315 Sist. Recur. For., 15(1), 40.
316

317 Alejano, R., Martínez Montes, E., 2006. Aportaciones de la paleobotánica a la interpretación del
 318 área natural de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* en las Sierras Béticas (sureste de España)
 319 Invest Agrar: Sist Recur For. Fuera de serie, 124-136
 320
 321 Anderson, R. S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. in press. Postglacial
 322 history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern
 323 Spain. Quaternary Science Reviews, doi:10.1016/j.quascirev.2011.03.005
 324
 325 Andrade, A., Valdeolmillos, A., Ruíz-Zapata, B., 1994. Modern pollen spectra and contemporary
 326 vegetation in the Paramera Mountain range (Ávila, Spain). Review of Palaeobotany and
 327 Palynology 82, 127-139.
 328
 329 Andrade, A., Hermín, R., 2007. El pinar de Hoyocasero (Ávila): ¿antigua repoblación o pinar
 330 natural conservado? Anales de Biología 29: 33-51
 331
 332 Badal, E., Bernabeu, J., Vernet, J.L., 1994. Vegetation changes and human action from the
 333 Neolithic to the Bronze Age (7000-4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis.
 334 Vegetation History and Archaeobotany 3, 155-66.
 335
 336 Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., 2007. Predictive modelling of tree
 337 species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and Mid-
 338 Holocene. Ecography 30, 120-134.
 339

340 Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R., Sainz Ollero, H., 2008. The evolution of the *Pinus*
 341 *sylvestris* L. area in the Iberian peninsula from the last maximum glacial (21000 BP) to 2100
 342 under climate change. *The Holocene* 18, 1-10.
 343

344 Benso, M., 2007. Estudio dendrocronológico de *Pinus sylvestris* L. en los Montes de Valsain
 345 (Segovia). Proyecto Fin de Carrera. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal.
 346 Universidad Politécnica de Madrid.
 347

348 Bennett, K., 1984. The post-glacial history of *Pinus sylvestris* in the British Isles Quaternary
 349 Science Reviews 3, 133-155.
 350

351 Birks, H.J.B., 2008. Holocene climate research - progress, paradigms, and problems. In *Natural*
 352 *Climate Variability and Global Warming: a Holocene Perspective* (eds. R.W. Battarbee and H.
 353 Binney), Wiley-Blackwell, pp. 7-57.
 354

355 Büntgen, U., Esper, J., Frank, D., Nicolussi, K., Schmidhalter, M., 2005. A 1052-year tree-ring
 356 proxy for Alpine summer temperatures. *Climate Dynamics* 25, 141-153.
 357

358 Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C., Munuera, M., 2001. Crossing forest
 359 thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *Holocene* 11
 360 (6), 635-653.
 361

362 Dau, J.H.C., 1829. Allerunterthänigster Bericht an die Königliche Dänische Rentenkammer über
 363 die Torfmoore Seelands. Copenhagen and Leipzig.
 364

365 Farjon, A., 1984. Pines: drawings and descriptions of the genus. E. J. Brill and W. Backhuys,
 366 Leiden, the Netherlands.
 367
 368 Fernández, A., Génova, M., Creus, J., Gutiérrez, E., 1996. Dendroclimatological investigation
 369 covering the last 300 years in Central Spain. In: Dean, J.S., Meko, D.M., Swetnam, T.W. (Eds),
 370 Tree Rings, Environment and Humanity. Radiocarbon, University of Arizona Press, Tucson, pp.
 371 181–190.
 372
 373 Franco, J.A., 1986. *Pinus* L. In: Castroviejo S., Laínz M., López, G., Montserrat, P., Muñoz, F.,
 374 Paiva, J., Villar, L. (Eds) Flora Iberica, pp. 168–174. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid,
 375 Spain.
 376
 377 Franco, F., 2009. El análisis polínico en la reconstrucción del paisaje vegetal. In: Génova, M.,
 378 Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds), 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo.
 379 Junta de Castilla y León. Valladolid.
 380
 381 Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1997. Impacto antrópico y dinámica de la
 382 vegetación durante los últimos 2000 años BP en la vertiente septentrional de la Sierra de
 383 Gredos: Navarredonda (Ávila, España). *Révue de Paléobiologie de Genève*, 16(1): 29-45.
 384
 385 Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1998. Vegetation dynamics and human
 386 impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8(1), 69-82
 387
 388 García, L., Guindeo, A., 1988. Anatomía e identificación de las maderas de coníferas españolas.
 389 AITIM, Madrid, 142 pp.

390

391 García-Amorena, I., Rubiales, J.M., Moreno, E., Iglesias, R., Gómez Manzaneque, F., 2011. New
392 macrofossil evidence of *Pinus nigra* Arnold on the Northern Iberian Meseta during the Holocene.
393 Review of Palaeobotany and Palynology 163, 281–288

394

395 García Antón, M., Franco-Múgica, F., Morla-Juaristi, C., Maldonado-Ruiz, F.J., 2011. The
396 biogeographical role of *Pinus* forest on the Northern Spanish Meseta: a new
397 Holocene sequence. Quaternary Science Reviews 30, 757-768.

398

399 Gear, A.J., Huntley, B., 1991. Rapid changes in the range limits of Scots Pine 4,000 years ago.
400 Science 251, 544–547.

401

402 Génova M., 1994. Dendroecología de *Pinus nigra* Arnold. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco y
403 *Pinus sylvestris* L. en el Sistema Central y en la Serranía de Cuenca (España). Tesis Doctoral.
404 Universidad Autónoma de Madrid.

405

406 Génova, M., 2000. Anillos de crecimiento y años característicos en el Sistema Central (España)
407 durante los últimos cuatrocientos años. Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Secc. Biol.) 96(1-2), 33-42.

408

409 Génova, M., 2009. Cronologías milenarias de anillos de crecimiento. In Génova, M., Gómez
410 Manzaneque, F., Morla, C. (Eds). 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de
411 Castilla y León. Valladolid.

412

413 Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Regato, P., 1988. Sobre los pinares relictos de la sierra de
414 Gredos (Ávila). Actas del Simposio Internacional de Botánica Pius Font i Quer II: 439-442.

415

416 Génova, M., Fernández Cancio, A., Creus, J., 1993. Diez series medias de anillos de crecimiento
417 en los sistemas Carpetano e Ibérico. Investigación agraria. Sistemas y Recursos Forestales 2,
418 151-172.

419

420 Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C. (Eds). 2009. Los bosques de Gredos a través del
421 tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.

422

423 Gómez Manzaneque, F., 2009. La cubierta vegetal y la flora. In: Génova, M., Gómez
424 Manzaneque, F., Morla, C. (Eds), 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de
425 Castilla y León. Valladolid.

426

427 Grudd, H., 2008. Torneträsk tree-ring width and density AD 500 - 2004: A test of climatic
428 sensitivity and a new 1500-year reconstruction of north Fennoscandian summers. Climate
429 Dynamics 31, 843-857.

430

431 Gunnarson, B.E., 2008. Temporal distribution pattern of subfossil wood in central Sweden:
432 perspective on Holocene humidity fluctuations. The Holocene 18, 569-577.

433

434 Gunnarson, B.E., Linderholm, H.W., 2002. Low frequency climate variation in central Scandinavia
435 since the 10th century inferred from tree rings. The Holocene 12, 667-71.

436

437 Helama, S., Lindholm, M., Timonen, M., Eronen, M. 2005. Mid and late Holocene tree population
438 density changes in northern Fennoscandia derived by a new method using megafossil pines and
439 their tree-ring series. Journal of Quaternary Science 20, 567-575.

440

441 Kullman, L., 2008. Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review
442 and perspective. *Quaternary Science Reviews* 27, 2467-2472.

443

444 Linderholm, H.W., Moberg, A., Grudd, H., 2002. Peatland pine as climate indicators? A regional
445 comparison of the climate influence on Scots pine growth in Sweden. *Canadian Journal of Forest*
446 *Research* 32, 1400-1410.

447

448 López Merino, L., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., Pérez-Díaz, S., Carrión, J.S., 2009.
449 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central
450 Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 42-51.

451

452 Lopez-Saez, J.A., Blanco-Gonzalez, A., Lopez-Merino, L., Ruiz-Zapata, M.B., Dorado-Valino, M.,
453 Perez-Diaz, S., Valdeolmillos, A., Burjachs, F., 2009. Landscape and climatic changes during the
454 end of the Late Prehistory in the Ambles Valley (Avila, central Spain), from 1200 to 400 cal BC.
455 *Quaternary International* 200, 90-101.

456

457 MacDonald, G.M. 2006. *Plant Macrofossil Methods and Studies: Megafossils in S.A. Elias (ed)*
458 *Encyclopedia of Quaternary Science Vol 3. Elsevier, Oxford*, 2298-2307.

459

460 Moir, A.K., Leroy, S.A.G., Brown, D., Collins, P.E.F., 2010. Dendrochronological evidence for a
461 lower water-table on peatland around 3200–3000 BC from subfossil pine in northern Scotland.
462 *The Holocene* 20, 931–942.

463

464 Morla, C., García, R., 2009. Gredos y el interés de su pasado forestal. In Génova, M., Gómez
 465 Manzaneque, F., Morla, C. (Eds). 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Junta de
 466 Castilla y León. Valladolid.
 467
 468 Moya, P., 2008. Cronologías de crecimiento del pinar relicto de *Pinus nigra* A. subsp. *salzmannii*
 469 de Navalacruz (Ávila). Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad
 470 Politécnica de Madrid.
 471
 472 Pérez, F.F., Boscoso, R., 2010. Clima en España: Pasado, presente y futuro. Informe de
 473 Evaluación del Cambio Climático Regional. Madrid.
 474
 475 Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey,
 476 C., Buck, C.E., Burr, G.S., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hajdas,
 477 I., Heaton, T.J., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning,
 478 S.W., Reimer, R.W., Richards, D.A., Southon, J.R., Talamo, S., Turney, C.S.M., van der Plicht,
 479 J., Weyhenmeyer, C.E., 2009. INTCAL09 and MARINE09 radiocarbon age calibration curves, 0-
 480 50,000 years cal. BP. Radiocarbon 51, 1111-1150.
 481
 482 Richter, K., Eckstein, D., Holmes, R.L., 1991. The dendrochronological signal of pine trees
 483 (*Pinus* spp.) in Spain. Tree-Ring Bulletin 51, 1–13.
 484
 485 Rubiales, J.M., García-Amorena, I., Génova, M., Gómez Manzaneque, F., Morla, C., 2007. The
 486 Holocene history of highland pine forests in a submediterranean mountain: the case of Gredos
 487 mountain range (Iberian Central range, Spain). Quaternary Science Reviews 26, 1759-1770.
 488

489 Rubiales, J.M., García Amorena, I., García Álvarez, S., Gómez Manzaneque, F., 2008. The Late
 490 Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the West of the Cantabrian Range. Journal of
 491 Biogeography 35, 1840-1850.
 492
 493 Rubiales, J.M., García Amorena, I., Roch, V., 2009. Las troncas como testimonios fósiles de los
 494 bosques de los últimos milenios. En: Génova et al (Eds) Los bosques de Gredos a través del
 495 tiempo. Junta de Castilla y León. Valladolid.
 496
 497 Rubiales, J.M., García-Amorena, I., Hernández, L., Génova, M., Martínez, F., Gómez
 498 Manzaneque, F., Morla, C., 2010. Late Quaternary dynamics of pinewoods in the Iberian
 499 mountains. Review of Palaeobotany and Palynology 162, 476–491
 500
 501 Rubiales, J.M., Ezquerro, F.J., Muñoz Sobrino, C., Génova, M., Gil, L., Ramil Rego, P., Gómez-
 502 Manzaneque, F. in review a. Holocene distribution of woody taxa at the westernmost limit of the
 503 Circumboreal /Mediterranean boundary: evidence from plant macrofossils. Quaternary Science
 504 Reviews.
 505
 506 Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., García Álvarez S., García Antón, M. in review b.
 507 Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a
 508 palaeoecological perspective. Vegetation History and Archaeobotany.
 509
 510 Ruiz de la Torre, J., 2002. Mapa forestal de España: memoria general. Escala 1:1.000.000
 511 Organismo Autónomo Parques Nacionales, D.L., Madrid, 554 pp.
 512

513 Schweingruber, F., 1990. Anatomy of European woods. WSL/FNP, Paul Haupt Berne & Stuttgart
 514 Publishers, Stuttgart, 800 pp.
 515
 516 Steenstrup, J.J.S., 1841. Geognostisk-geologisk Undersøgelse af Skovmoserne
 517 Vidnesdam- og Lillemose i det Nordlige Sjælland, Ledsaget af Sammenlignende
 518 Bemærkninger, Hentede fra Danmarks Skov- Kjær- og Lyngmoser Lalmindelighed.
 519 Copenhagen.
 520
 521 Stuiver, M., Reimer, P.J., 1993. Extended ¹⁴C database and revised CALIB radiocarbon
 522 calibration program, Radiocarbon 35, 215-230.
 523
 524 Telford, R. J., Heegaard, E., Birks, H.J.B., 2004. The intercept is a poor estimate of a calibrated
 525 radiocarbon age. The Holocene 14, 296-298.
 526
 527 Vaupell, C., 1857. Bøgens Indvandring i de Danske Skove. C.A. Reitzels Bo &
 528 Arvinger, Copenhagen.
 529
 530 Vernet, J. L., Ogererau, P., Figueireal, I., Machado Yanes, C. & Uzquiano, P., 2001. Guide
 531 d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents. Sud-Ouest de l'Europe: France,
 532 Péninsule ibérique et Iles Canaries. CNRS editions, Paris
 533
 534 Wilson R., Loader, N.J., Rydval, M., Patton, H., Frith, A., Mills, C.M., Crone, A., Edwards, C.,
 535 Larsson, L. and Gunnarson, B.E., in press. Reconstructing Holocene climate from tree rings – the
 536 potential for a long chronology from the Scottish Highlands. The Holocene.
 537

Figure captions

Fig. 1. Locations of the sites with new macrofossil data (named) and tree ring data (numbered). 1 Villatoro, 2 Garganta del Villar, 3 Navalacruz, 4 Navalosa, 5 Navadijos, 6 San Martín de la Vega del Alberche, 7 Navarredonda de Gredos, 8 San Martín del Pimpollar, 9 Villarejo del Valle (El Colmenar), 10 San Esteban del Valle, 11 Serranillos, 12-13 Hoyos del Espino, 14 Navacepeda de Tormes, 15 Navalperal de Tormes, Roncesvalles, 16 Navalperal de Tormes, Garganta de Gredos.

Fig. 2. Locations of samples at the Villatoro site. Sample labelling corresponds with the samples listed in table 2.A

Fig. 3. Photographs of some of the locations for which new macrofossil data are available. a) Chorreras, b) Tribunales, c) Villarejo del Valle (El Colmenar).

Fig. 4. Frequency of the macroremains presented in this work. The red histogram bars represent the cones identified as *Pinus sylvestris*. 1 San Juan de Gredos, 2 Puerto de Villatoro, 3 Tribunales, 4 Garganta Cepeda, 5 Chorreras, 6 Prado de las Pozas, 7 Navarredonda, 8 Villarejo del Valle (El Colmenar), 9 Navalosa.

Fig. 5. Cone scales (a) identified as *Pinus nigra* in Puerto de Villatoro, the first Holocene evidence of this taxon in the Central Range. Scale bars=1 cm. The pictures below correspond to polished tree sections from different sites: b) Villatoro, c) and d) Navarredonda de Gredos (dated at approximately 1000 and 3500 Cal yr BP, respectively).

Fig. 6. Age distribution of subfossil *Pinus gr. sylvestris* wood in the Gredos. Top panel, composite data for all sites. Second panel, composite data by location (blue: Serrota and Villafranca mountains, red: Alberche and Tormes headwaters, and yellow: Central Mountains. Third to fifth panel, altitudinal distribution of the sites by age. Samples are grouped by millennium (cal yr BP).

561 Fig. 7 Dataset of 102 ring-width radii, calibrated age dating (up, age in cal years BP) and
562 replication (down). Data were obtained from 27 sections of (sub)fossil trees from the Gredos
563 Mountains. Note that the best replicated part of the overall dataset is between 2000 and 800 Cal
564 BP, but gaps hinder the overlapping and crossdating of the split floating chronologies.

565 Fig. 8 Locations of mid- to late Holocene sites in the Gredos Mountains. The presence of pines is
566 indicated by coloured shading and symbols (upper figure). The lower figures represent the
567 potential areas (present and 6 kyr BP) for *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra*, according to Benito-
568 Garzón et al. (2007, 2008).

569

570 Tables

Site	Long	Lat	Pinus gr. sylvestris/nigra	Cones P. sylvestris	Cones P. nigra	Betula	Quercus deciduous	Juniperu s	Leguminos ae	Unidentifia ble	
San Juan de											
Gredos	3282	44683	26	15							41
Puerto de											
Villatoro	3169	44883	29	47	1		3		1		81
Tribunales	3194	44877	12					2		1	15
Garganta											
Cepeda	3178	44646	5								5
Chorreras	3085	44646	1								1
Prado de las											
Pozas	3085	44594				15					15
Navarredonda	3211	44725	2								2
El Colmenar	3033	44689	2	10							12
Navalosa											
(resampled)	3329	44769	2	9							11
				81						TOTAL	183
										Wood	102
										cones	81

571

572 Table 1. Site coordinates and absolute frequencies of the occurrence of woody macrofossils.

Sample	Lab code	Site	Length	Mean growth (mm)	Mean Sensitivity (%)	Relative Mean Sensitivity (%)	Tendency Changes (%)	Radiocarbon date (14C BP)	Calibrated date (years BP)	Median (cal years BP)
VIGANV1	Beta-27851	Navarredonda de Gredos	65	274	14	11	56	330±50	315-456	393
NVL006	Pta-9240	Navalacruz	58	253	21	24	47	860±20	739-779	762
NVT012	Beta-18734	Navalperal de Tormes, Garganta de Gredos	172	46	18	25	65	970±60	795-933	866
VTO014	Beta-27851	Puerto de Villatoro	73	117	21	34	60	1070±40	933-1051	981
VTO015	Beta-27851	Puerto de Villatoro	60	210	16	20	61	1080±50	935-1052	995
HOY009	Pta- 9249	Hoyos del Espino	67	162	16	23	55	1090±30	961-1052	998
SMV003	Beta-21565	San Martín de la Vega del Alberche	124	185	18	13	61	1170±40	1014-1171	1094
COLA02	Beta-27850	Villarejo del Valle (El Colmenar)	82	173	17	19	57	1250±40	1143-1266	1196
HOY010	Pta- 9261	Hoyos del Espino	53	178	23	21	60	1300±60	1178-1289	1224
NVT013	Pta-9243	Navalperal de Tormes (Roncesvalles)	78	331	26	34	53	1560±35	1407-1516	1460
VTO008	Beta-27851	Puerto de Villatoro	106	104	24	12	61	1650±40	1446-1612	1551
NVD001	Pta-9231	Navadijos	61	166	22	18	53	1750±45	1573-1715	1660
VTO010	Beta-27851	Puerto de Villatoro	99	243	18	10	48	1770±40	1613-1733	1687
SEV001	Pta-9235	San Esteban del Valle	63	102	29	28	61	1815±25	1713-1811	1759
VTO016	Beta-27851	Puerto de Villatoro	115	150	23	23	51	1920±40	1822-1920	1868
SJG008	Pta-9247	Navacepeda de Tormes	87	74	22	18	52	2085±25	2003-2107	2056
SMP005	Beta-21565	San Martín del Pimpollar	74	194	16	44	66	2350±40	2333-2455	2376
VTO013	Beta-27851	Puerto de Villatoro	79	203	23	28	55	2380±40	2346-2459	2420
GDV002	Pta-9253	Garganta del Villar	87	305	24	20	49	2430±15	2363-2470	2437
SER001	Beta-18734	Puerto de Serranillos	184	168	19	25	54	2440±60	2358-2695	2515
NGR004	Beta-27851	Navarredonda de Gredos	118	228	16	27	56	3220±40	3391-3469	3437
NGR002	Beta-27851	Navarredonda de Gredos	153	77	32	24	53	3280±40	3463-3558	3510
NVQ002	Beta-20882	Navalosa	50	398	10	26	49	5630±70	6318-6477	6415

575 Table 2. Radiocarbon dates and internal statistics of the samples studied dendrochronologically.

576 Dates were calibrated and the median probabilities calculated (2 sigma) using the *CALIB 6.0.1*

577 software (Stuiver and Reimer, 1993) with the *INTCAL 09* dataset (Reimer et al., 2009).

Time period ca. 1270-1130		SMV	COL-1	COL-2	HOY
o=136 n=9 d=3	SMV	-	63.8	40.2	61.0
	COL-1	60.2	-	35.2	46.6
	COL-2	59.6	65.5	-	50.0
	HOY	60.8	53.7	55.9	-

Time period ca. 1810-1690		VTO	NVD	SEV
o=120 n=9 d=3	VTO	-	60.2	62.5
	NVD	61.9	-	86.2
	SEV	52.5	82.8	-

Time period ca. 2600-2400		GDV	SER	SMP	VTO
o=196 n=12 d=4	GDV	-	52.4	50.0	51.5
	SER	65.4	-	58.3	54.3
	SMP	64.5	52.4	-	53.7
	VTO	47.8	48.2	61.7	-

580 Table 3. Examples of preliminary cross-matching between sub-fossil pine site mean floating
 581 chronologies over selected time periods, with replications. Correlation value: $G_{lk} =$
 582 Gleichläufigkeit; values in italics represent the first-differenced transforms. Dates in calendar
 583 years BP. o: number of rings in the cluster. N: number of measured series. d: number of
 584 radiocarbon dated trees. Note that replication is still not sufficiently high to satisfy signal strength
 585 criteria after Wigley et al. (1984)

Figure 1
[Click here to download Figure: Fig 1.eps](#)

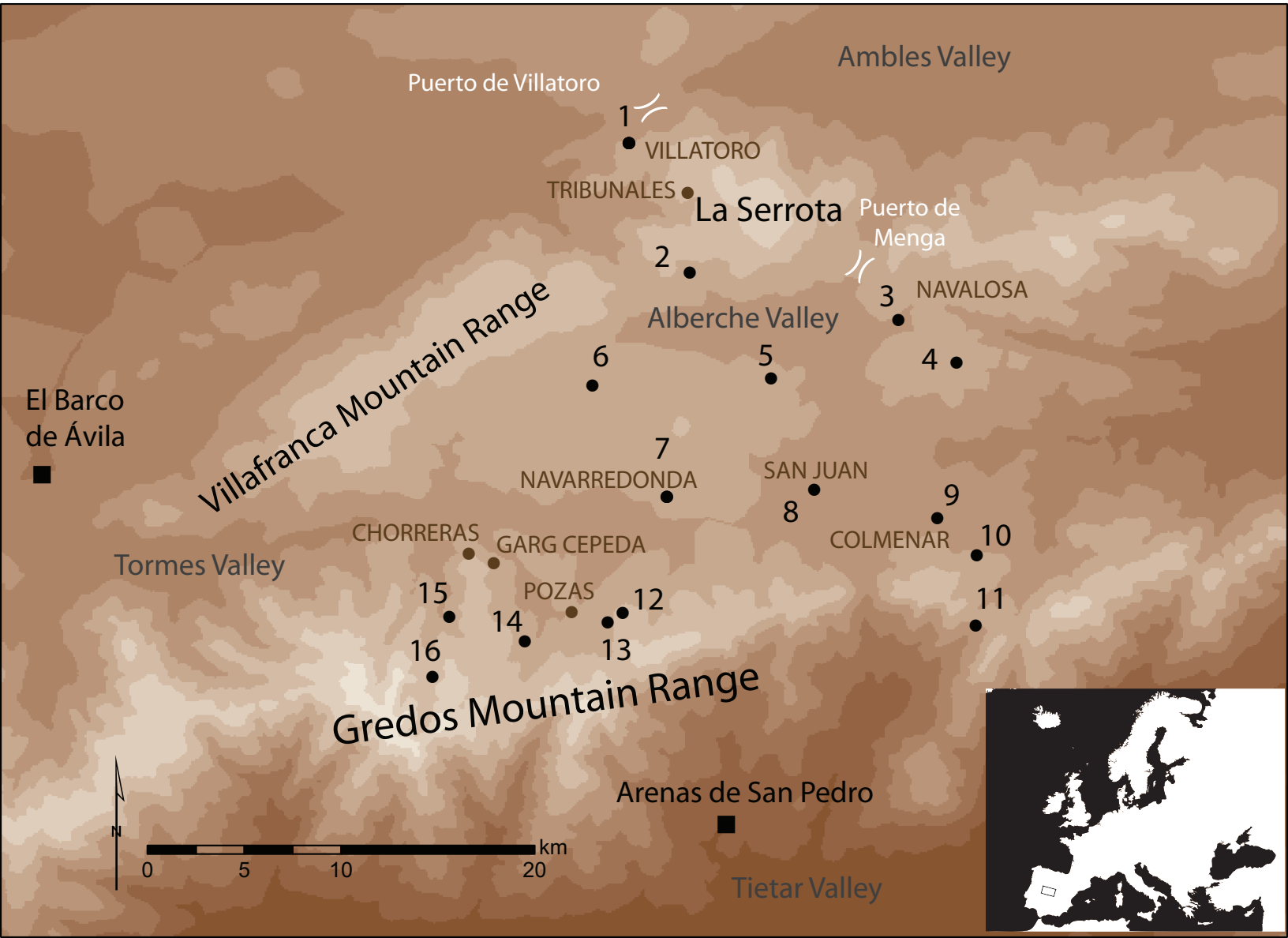


Figure 2
[Click here to download Figure: Flg 2.eps](#)



Figure 3
[Click here to download high resolution image](#)



Figure 4
[Click here to download Figure: Fig 4.eps](#)

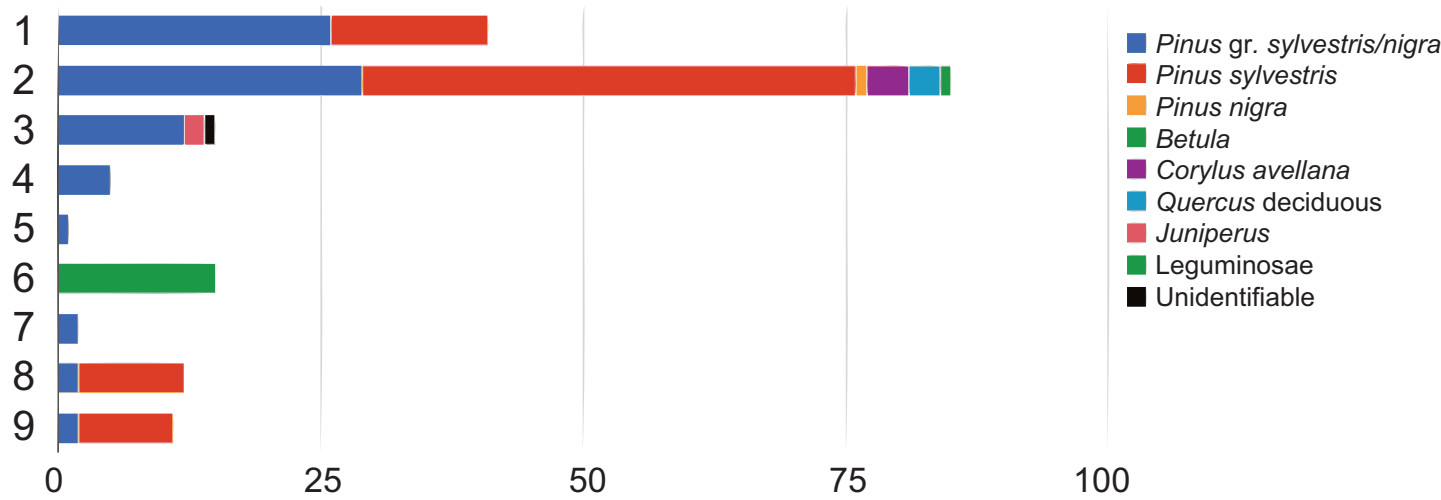


Figure 5
[Click here to download Figure: Fig 5.eps](#)

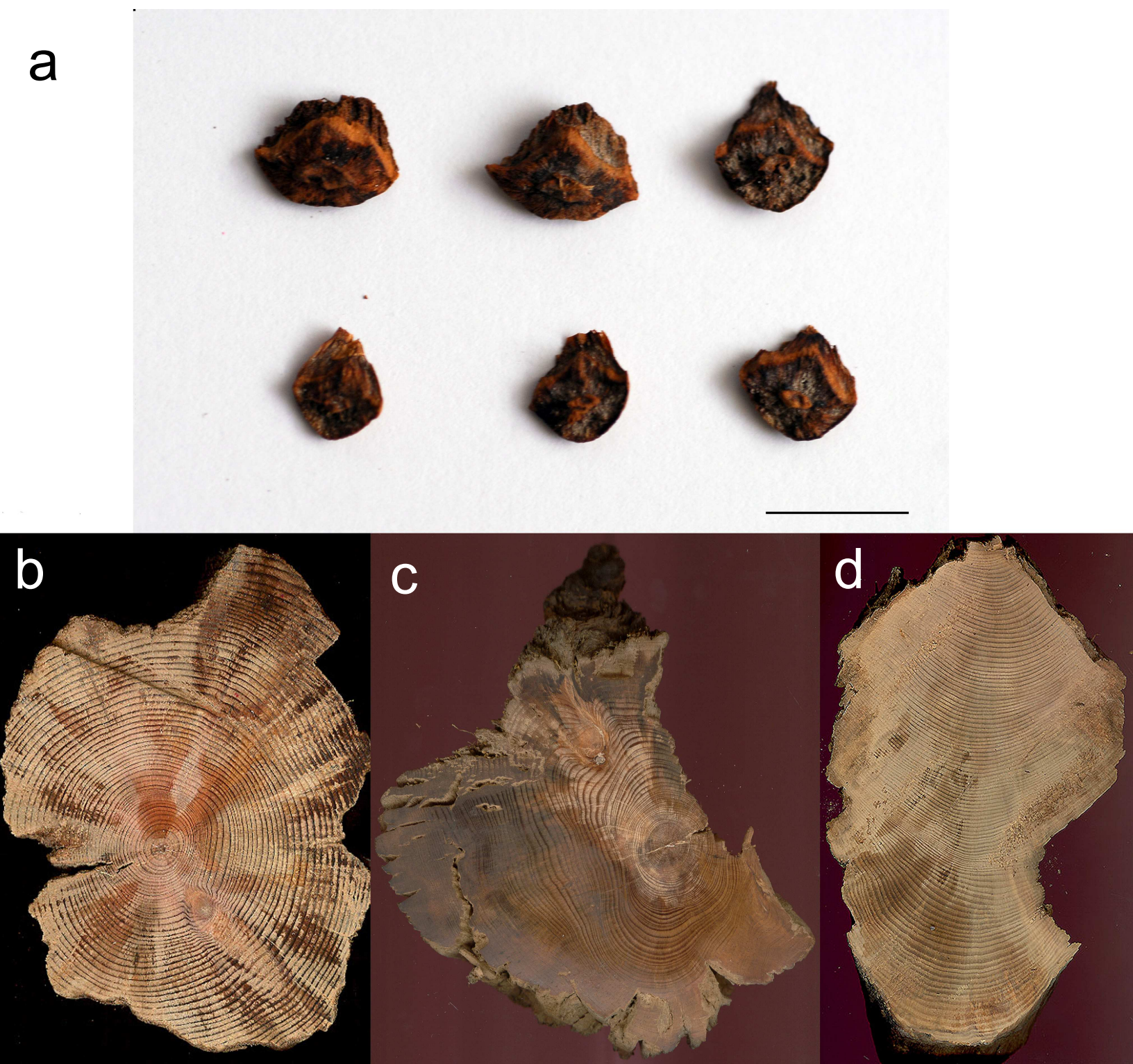
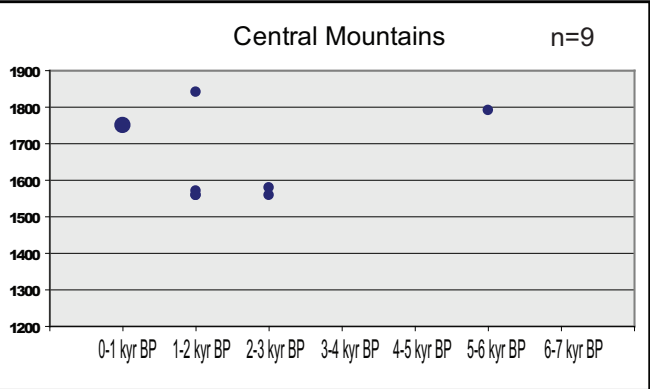
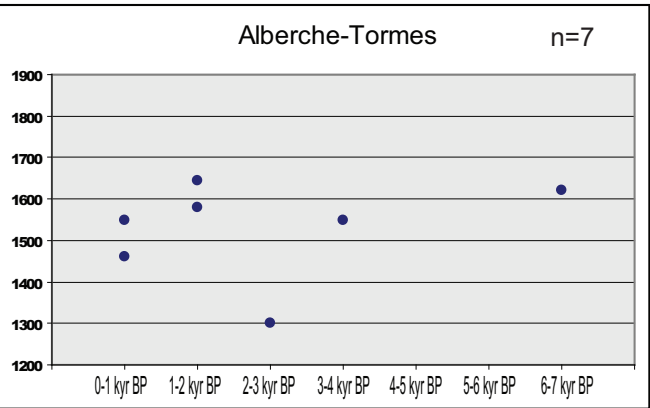
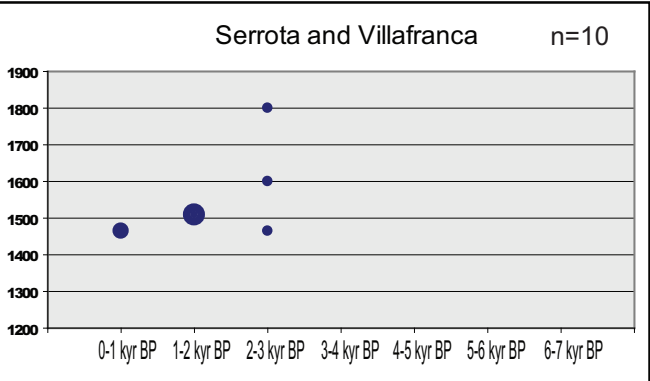
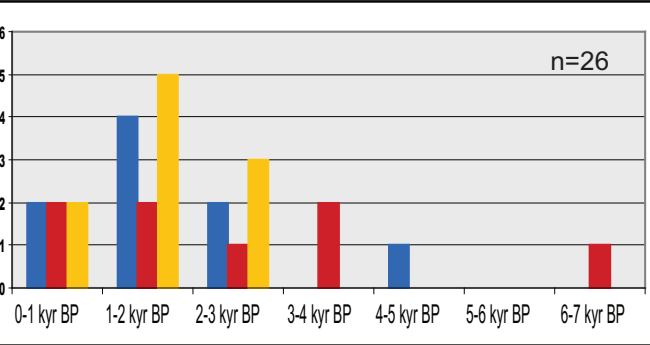
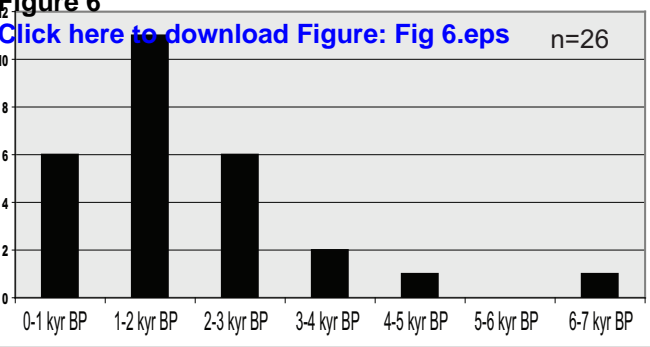


Figure 6
Click here to download Figure: Fig 6.eps



number of samples: ● 1 ● 2 - 5 ● 5

Figure 7
[Click here to download Figure: Fig 7.eps](#)

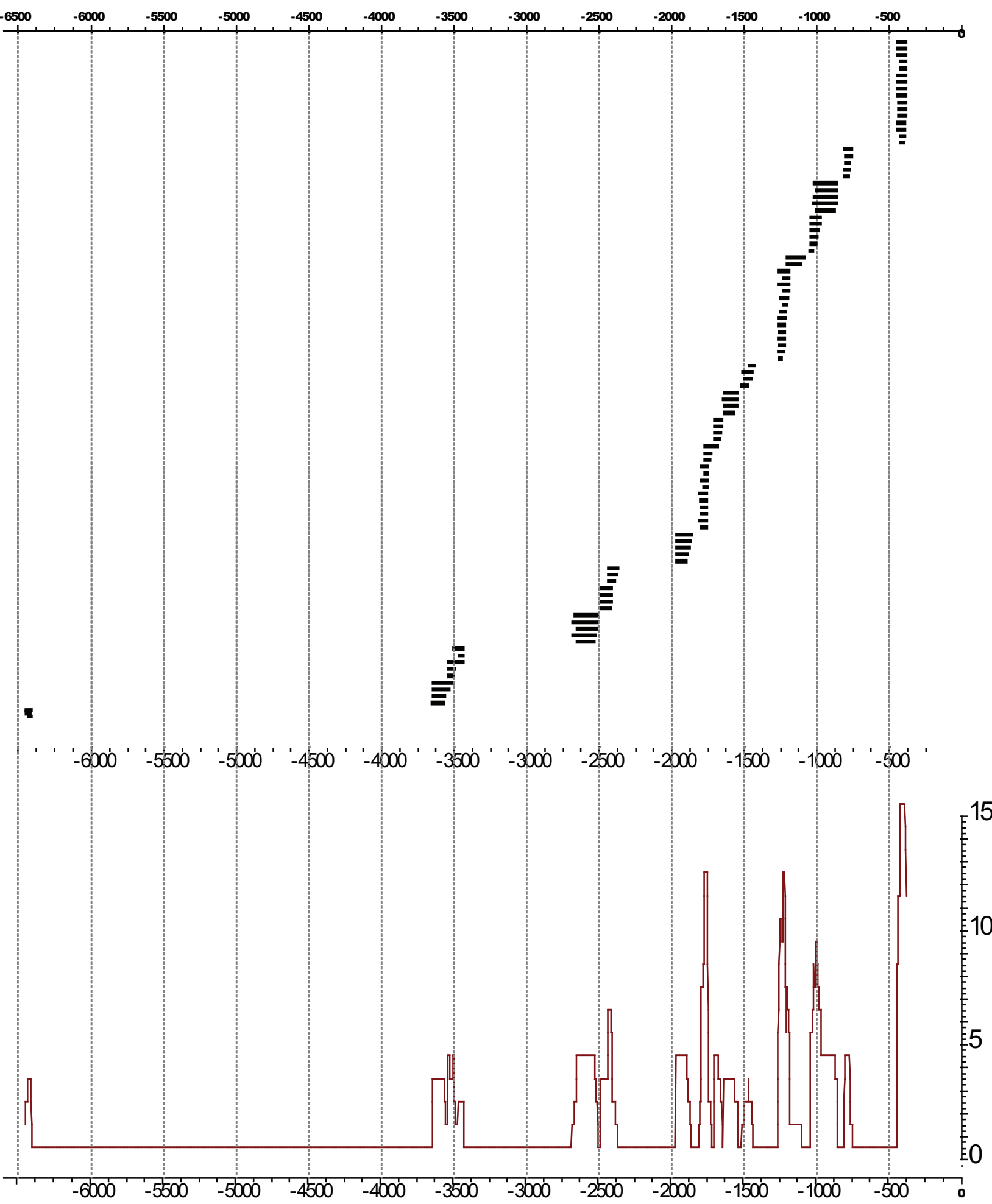
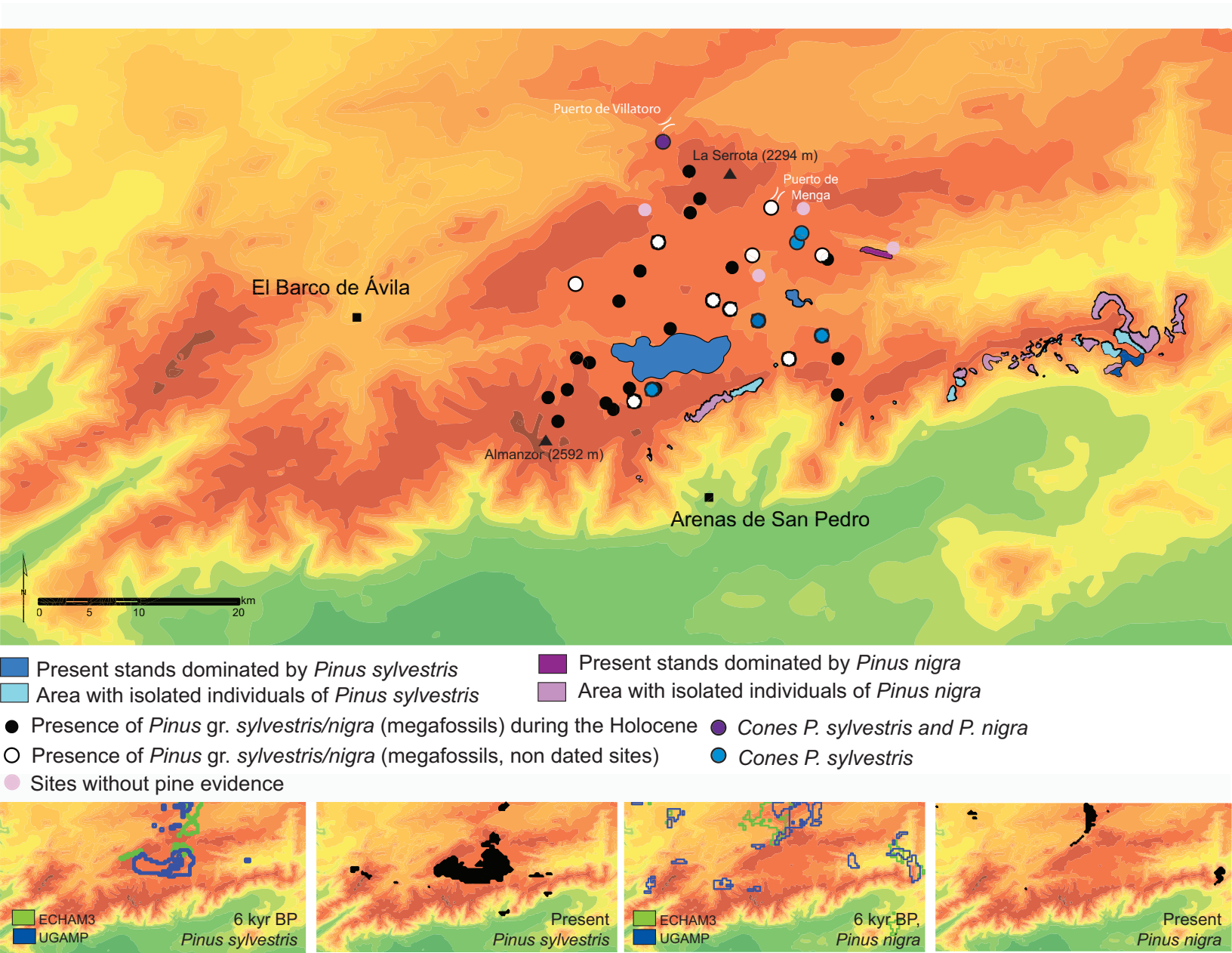


Figure 8
Click here to download Figure: Fig 8.eps





The Late Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the western Cantabrian Range (Spain)

Juan M. Rubiales*, Ignacio García-Amorena, Salvia García Álvarez and Fernando Gómez Manzaneque

Departamento de Silvopascicultura, Escuela
Técnica Superior de Ingenieros de Montes,
Universidad Politécnica de Madrid, Madrid,
Spain

ABSTRACT

Aim To reconstruct the historical biogeography of *Pinus sylvestris* in the Cantabrian Range (Iberian Peninsula) during the Holocene, and to consider the interactions between vegetation dynamics, climate change and the role of man in the present-day distribution of the species.

Location The study site is a mire (1300 m a.s.l.) at Vega de Viejos, on a south-facing slope of the western Cantabrian Range, Spain. The region's present-day landscape is almost treeless, with the exception of some patches of *Quercus pyrenaica* and a few copses of *Salix* and *Betula* along stream banks.

Methods Tree macrofossils from Vega de Viejos were studied by transmitted light and dark-field reflection microscopy; strobili were subjected to comparative morphological analyses. Two *Pinus* macrofossils were dated by conventional ^{14}C methods.

Results The taxonomic accuracy achieved in the identification of the macrofossils provided new information regarding the Holocene history of *Pinus sylvestris* in this territory. Ninety-five cones of this species were identified; in fact, more than 80% of the 36 identified wood remains were of *Pinus* gr. *sylvestris*. Radiocarbon dating revealed that the forest to which the fossils belonged was present until at least 2170 ± 50 yr BP – its disappearance was therefore relatively recent.

Main conclusions *Pinus sylvestris* suffered long-term isolation, and after the Würm glacial period tended to migrate towards the east. In western Iberia, a temperate climate and autogenic succession favoured broadleaved taxa at the expense of *Pinus*. Late Holocene human disturbances may have further accelerated the decline of *P. sylvestris*; in the Cantabrian Range, only a few stands on southern slopes have persisted until the present day. The history of the capercaillie (*Tetrao urogallus*), a bird characteristic of pure or mixed Palaearctic coniferous forests, was almost certainly affected by the demise of these forests in this area. Cantabrian capercaillies are the only members of this species that live in purely deciduous forests, perhaps a recent adaptation to the regional extinction of pines. Today's *P. sylvestris* and capercaillie populations are now highly fragmented and their future, given the predictions of global climate change, is uncertain.

Keywords

Cantabrian mountains, extinction, historical biogeography, Holocene, Iberian Peninsula, macrofossils, megafossils, palaeoecology, *Pinus sylvestris*, *Tetrao urogallus*.

*Correspondence: Juan M. Rubiales,
Departamento de Silvopascicultura, Escuela
Técnica Superior de Ingenieros de Montes,
Universidad Politécnica de Madrid, 28040
Madrid, Spain.
E-mail: jm.rubiales@upm.es

INTRODUCTION

Few mountain ranges in southern Europe lack a well-developed belt of coniferous forest. The Cantabrian Range in the Iberian Peninsula is an exception. In the 19th century, Willkomm & Lange (1861), relying on Planellas-Giralt (1852) and Olazábal (1856), interpreted the small number of natural pine stands that existed in these mountains to be relictual.

Although Willkomm & Lange (1861) and Willkomm (1896) refer to Lugo (in Galicia) as being the westernmost limit of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula, the nearest natural stands of this species in the Cantabrian Range today lie at least 150 km to the east, at Lillo. The native character of these stands has been demonstrated (García Antón *et al.*, 1997). Sparse stands and individual trees have also survived around the headwaters of the Esla and Porma rivers (in the region of León, Spain), at Velilla del Río Carrión (Palencia), in the Serra do Gerês (in the Minho region of Portugal), and in the easternmost foothills of the Cantabrian Range (Ruiz Urrestarazu, 1989).

The Holocene (post-glacial) vegetation dynamics of the Cantabrian Range have been thoroughly studied using palynological and radiocarbon-dating methods (e.g. Menéndez Amor & Florschütz, 1963; Allen *et al.*, 1996; García Antón *et al.*, 1997; Muñoz Sobrino *et al.*, 1997, 2001, 2005, 2007), but some aspects of the history of the area's forests are not fully understood. Important questions remain regarding taxonomic resolution, altitudinal migrations, and the importance of climatic and anthropogenic factors on Holocene vegetation.

The accuracy of the identification of the macrofossils studied in this work, as well as the precision achieved regarding the origin of the palaeoecological signal help to improve our knowledge of the Late Quaternary history of *P. sylvestris* in the mountains of north-west Iberia. This paper documents the persistence of *P. sylvestris* stands in the western Cantabrian Range until at least 2170 ± 50 yr BP.

STUDY AREA

The study site is at Vega de Viejos, in the Laciana area of the western Cantabrian Range (Fig. 1). This range marks the Mediterranean–Atlantic frontier in the northern Iberian Peninsula (Ozenda & Borel, 2000). Vega de Viejos lies on the southern slope of these mountains, 50 km to the east of border of the province of Lugo, at the headwaters of the River Sil.

This part of north-western Iberia is an area of transition between the oceanic climate of the coastal, northern slopes of the Cantabrian area, and the Mediterranean subcontinental climate of the southern slopes and Spain's Northern Plateau. As a result of this barrier effect, great asymmetry is seen in terms of precipitation and temperature gradients (as well as in seasonal temperature fluctuations). Precipitation is greater on the northern slopes than on the southern slopes, which have a rain shadow effect. Furthermore, the westerly oceanic winds render the western mountains more humid (greater rainfall, and less evapotranspiration).

The western mountains generally consist of Early Palaeozoic (Cambrian, Ordovician and Silurian) siliceous bedrock including slate, sandstone, schist, and quartzite. The site (altitude 1300 m, Lat: 42.8697, Long: -6.2326) is a fen located in a landform of fluvio-glacial origin, where till sediments have been identified. Macrofossils were collected from an area of some 60,000 m², in a continuous peat–sand layer located 120–150 cm below the soil surface. The sampled horizon had been exposed by drainage channels made in the peat.

Three shallow streams currently flow through this fen (those of Campo de la Vega, Gozapeiro and Troiquin). The dominant woody species at this site are *Erica tetralix* L., *Genista anglica* L., *Salix cantabrica* Rech. fil., and *S. atrocinerea* Brot. The surface of the fen is mostly dry and supports a grass-sedge vegetation with *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Eriophorum latifolium* Hoppe, species of *Carex*, *Menyanthes trifoliata* L., and *Dactylorhiza* gr. *maculata* (L.) Soó. The vegetation

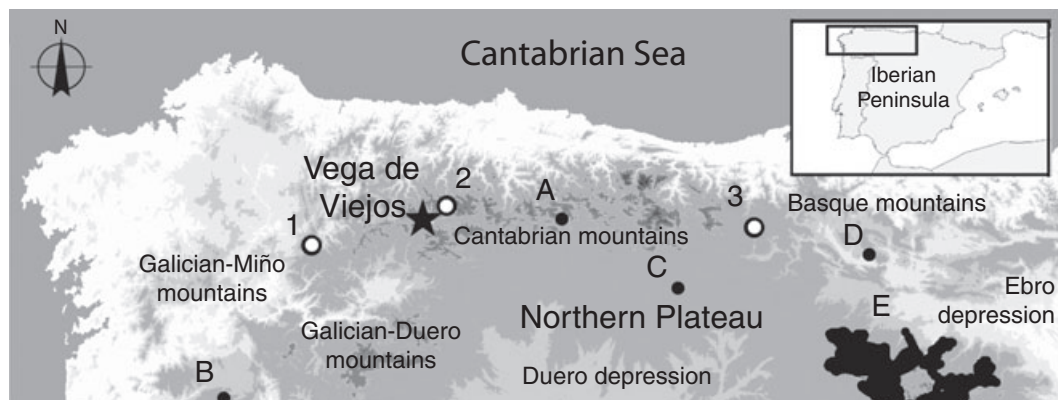


Figure 1 Location of Vega de Viejos (star) and other places mentioned in the text. Living stands of *Pinus sylvestris* are represented with capital letters (A, Pinar de Lillo and headwaters of Esla and Porma rivers; B, Serra do Gerês; C, Velilla del Río Carrión; D, Sierras de Arcena and Gorbea; E, marks the distribution of *P. sylvestris* in the Iberian Range), and the locations of three selected Holocene pollen sites are represented with numbers [1, Pozo do Carballal, 1330 m (Muñoz Sobrino *et al.*, 1997); 2, Lago de Ajo, 1570 m (Allen *et al.*, 1996); 3, Puertos de Riofrío, 1700 m (Menéndez Amor & Florschütz, 1963)]. See Fig. 4.

surrounding the site consists of scrub communities of *Genista hispanica* L., *G. obtusiramea* J. Gay ex Spach, *Cytisus scoparius* (L.) Link, *Pterospartum tridentatum* (L.) Willk. in Willk. & Lange, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Daboecia cantabrica* (Huds.) K. Koch, and *Halimium lasianthum* (Lam.) Spach. The present-day landscape of the area is almost treeless, with the exception of a few patches of *Quercus pyrenaica* Wild. and a number of *Salix* L. and *Betula* L. copses along the banks of the streams.

MATERIALS AND METHODS

Preparation and identification of wood samples

Thirty-six woody macrofossils were collected from the fen (Table 1, Fig. 2). The majority of the wood samples were studied in thin section. These were prepared using a sliding microtome, and stained with safranin as described by Schweingrüber (1990). The resin content of the xylem in some samples hindered sectioning. To overcome this, they were immersed in different mixtures of water and alcohol until the desired quality was achieved. When poor preservation prevented analysis by standard procedures, the remains were studied using dark-field reflection microscopy. Identifications were made using keys of wood anatomy identification (Greguss, 1955; Jacquot, 1955; Peraza, 1964; García & Guindeo, 1988; Schweingrüber, 1990; Vernet *et al.*, 2001), with particular attention being paid to the *Pinus* gr. *sylvestris* remains.

Identification of *Pinus* gr. *sylvestris*

This group includes the species *P. nigra* Arnold, *P. sylvestris* L. and *P. uncinata* Mill. ex Mirb, all of which occur in the north

Table 1 Identification and type of wood remains.

Sample no.	Macroremain type	Taxonomic identification
A01, C01, G01, H01, I01	T	<i>Pinus sylvestris</i>
B08, B09, B10, C03, C04, C05, D01	B	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>
B12, B13, B14, B15, B16, B17, B18, B19, B20, B21, B22, B23, C06, C07, C09, C10, C12, C13	t	<i>Pinus</i> gr. <i>sylvestris</i>
C02	B	<i>Betula</i> gr. <i>pendula/pubescens</i>
C08	T, B	<i>Betula</i> gr. <i>pendula/pubescens</i>
E01, F01	B	<i>Salix</i> tp. <i>atrocinerea</i>
C11, H02	T	<i>Salix</i> tp. <i>atrocinerea</i>

Capital letters in the reference number of the sample indicate the place in the site (see Fig. 2) where macrofossils were found.

T, stump or trunk growing in a vertical position (concentric growth, section with pith);

B, branch that grew in a non-vertical position, or trunk from a tilted tree (reaction wood identified, eccentric ring growth); t, twigs, roots or small branches < 5 cm in diameter.

of the Iberian Peninsula today. Different authors have used different wood anatomical features to identify *P. sylvestris*, including:

- (1) the nature of the early wood–late wood transition (Greguss, 1955; Jacquot, 1955; García & Guindeo, 1988; Vernet *et al.*, 2001);
- (2) the size and location of the resin canals in the annual rings (Greguss, 1955; Vernet *et al.*, 2001);
- (3) the wall thickness of the epithelial cells lining the axial resin ducts (García & Guindeo, 1988);
- (4) tooth distribution and shape in the radial tracheids (Greguss, 1955; García & Guindeo, 1988);
- (5) the presence of intercalated radial tracheids (Jacquot, 1955; Peraza, 1964); and
- (6) the number and shape of the fenestriform pinoid pits in the cross-fields (Castellarnau, 1883; Greguss, 1955; Jacquot, 1955; Peraza, 1964; García & Guindeo, 1988; Vernet *et al.*, 2001).

A detailed review of all the anatomical keys available was undertaken. Unfortunately, no consensus exists on which features are the most useful for the identification of *P. sylvestris*. One of the main reasons for this may lie in the origin (geographical and physiological) of the material described in each work. Therefore, the samples were compared with both modern *P. gr. sylvestris* wood from Iberia and other fossil samples, taking into account all the variables listed above. Many of the samples could not be identified to the species level since the above features did not match sufficiently well. Trunk samples from mature trees consistently showed the same characteristics. In well-preserved samples, two stable features reliably identified *P. sylvestris* (Fig. 3): (1) resin canals with thin-walled epithelial cells distinguish the species from *P. uncinata* (as suggested by García & Guindeo, 1988); and (2) transversal ray tracheids with concrescent tooth-shaped walls in early wood, occurring occasionally as reticulate thickenings, distinguish the species from *P. nigra* (as suggested by Greguss, 1955).

Identification of strobili

The identification of the cones was based on their morphological features and comparison with descriptions by Farjon (1984) and Franco (1986), and by comparison with modern and fossil specimens (Roig *et al.*, 1997; Alcalde *et al.*, 2000; Rubiales *et al.*, 2007).

Dating of samples

Conventional radiocarbon dates were obtained for two *P. sylvestris* macrofossils, namely a fossil pine cone and a fossil log (Table 2). Dates were calibrated using the CALIB 5.0 software (Stuiver & Reimer, 1993; version 5.0) with the IntCal04 data set (Reimer *et al.*, 2004), and rounded to the nearest 10 years for the sample with a standard deviation greater than 50 years. The intercept with 2 sigma (probability range at $P = 0.95$) is reported.

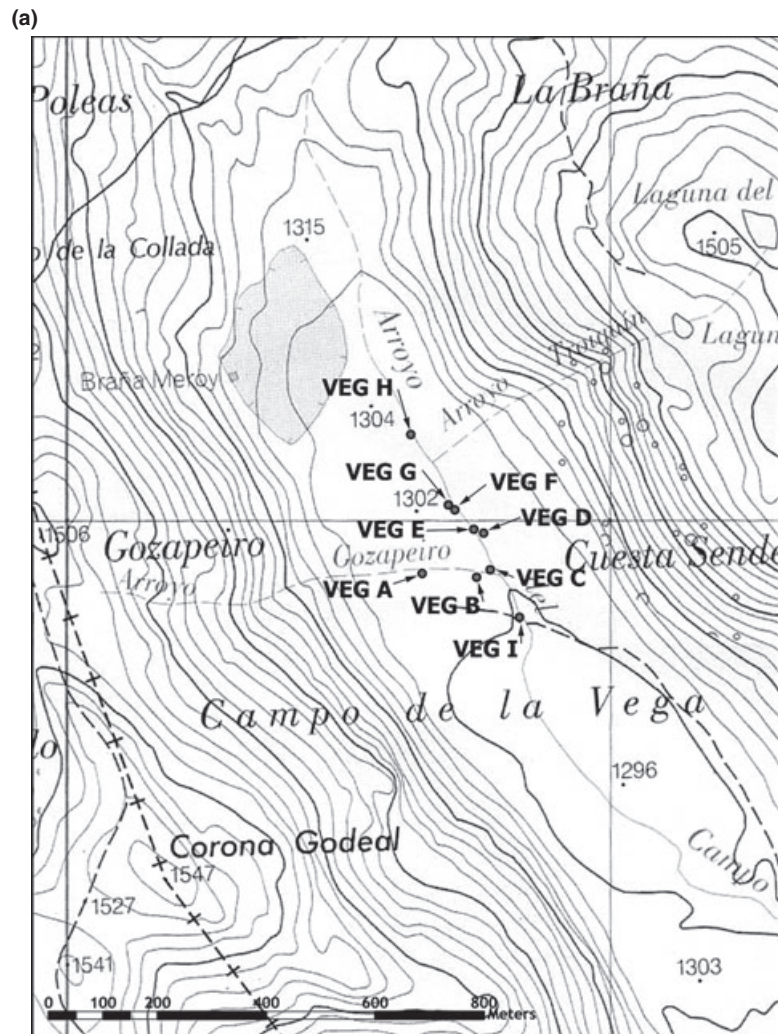


Figure 2 (a) Location of the sampling sites at Vega de Viejos. (b) View of Campo de la Vega (Vega de Viejos; 1300 m). The surrounding vegetation is dominated by shrub of broom (*Cytisus scoparius* (L.) Link) and other Leguminosae and Ericaceae species.

RESULTS

Wood remains

The majority of the wood samples collected were identified as branches, trunks or stumps of *Pinus* gr. *sylvestris*, some of which were still standing in the living position. Other fragments, belonging to small branches or roots of < 5 cm in diameter, were also studied. Table 1 shows the species identified. The anatomical and morphological features of the macrofossil

specimens enhance the identification that can be attained by pollen analysis. The specimens of *Betula* could not be identified to species level. Distinguishing between *B. pendula* and *B. pubescens* wood on the basis of anatomical features does not appear to be possible (Hellberg & Carcaillet, 2003).

Strobili

Cones showing sufficiently clear features to allow their identification shared similar characteristics: dimensions

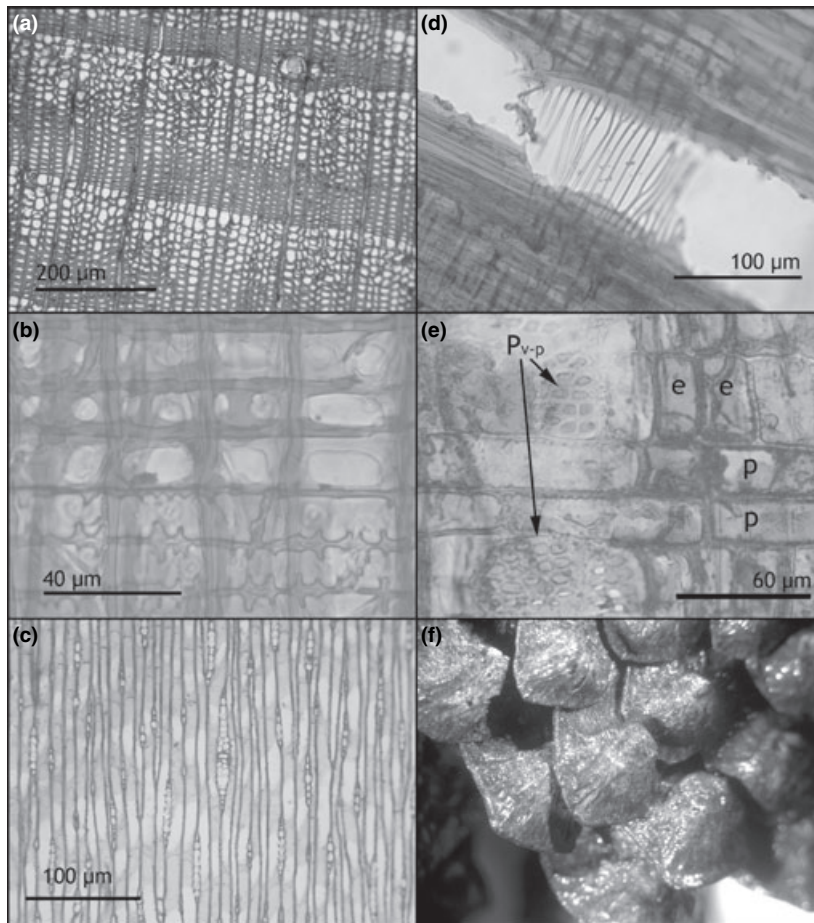


Figure 3 (a) Transverse section of I01 (*Pinus sylvestris* L.): vascular longitudinal tissue made up of tracheids (homoxylous) with resin ducts lined by thin-walled secretory cells. (b) Radial section of I01 (*P. sylvestris* L.): cross-fields between parenchyma cells to tracheids with large, ovoid fenestriform pits. The ray tracheids show dentate walls. (c) Tangential section showing uniseriate/biseriate rays and resin canals in rays with thin-walled epithelial cells. (d) Cross-section of C02. *Betula* sp. scalariform perforation plates with up to 15 bars. (e) Cross-section of *Salix* sp. (sample F01). Detail of the large vessel-parenchyma pits (Pv-p). Heterogeneous rays with two types of parenchyma cells, erect (e) and procumbent (p). (f) Fossil cone identified as *P. sylvestris* L.

Table 2 Radiocarbon datings of two selected macroremains.

Reference	Laboratory identification number	Taxonomic identification	Type of remains	^{14}C age (yr BP)	Calibrated age (cal. yr BP) (2 sigma, $P = 0.95$)
C14	Beta-203119	<i>Pinus sylvestris</i>	Cone	2170 \pm 50	2330 – 2010
I01	Beta-203120	<i>Pinus sylvestris</i>	Wood	2860 \pm 60	3160 – 2840

Calibrated dates were obtained using CALIB version 5.0 software (Stuiver & Reimer, 1993) and the IntCal04 data set (Reimer *et al.*, 2004).

2.5–5.5 \times 2–4 cm, sessile or slightly stalked, ovoid and symmetrical when opened, conic-ovoid when closed, and a dull dark brown colour. The apophysis of the scales was flat or slightly curved and rhombic in shape; the umbo was muticous or minutely mucronate. The scales from the mid and upper zones of the cones (except those surrounding the stalk) provided the best clues for identification at the species level. Ninety-five cones corresponding to this description were identified as *P. sylvestris*; their features agree with those described by Farjon (1984) and Franco (1986). The poor state of preservation of the other 39 cones collected did not allow specific identification, although they looked similar to those of *P. sylvestris*. Some seeds were also retrieved; these were 3–4 mm long with a wing length of 11–14 mm.

Dating

Two samples (C14 and I01) were dated using conventional radiocarbon methods (Table 2). These datings provide Late Holocene dates for the *Pinus* trees in the area.

DISCUSSION

The new findings in the historical context of the pinewoods in north-west Iberia during the Late Quaternary

Vega de Viejos is the westernmost site in the Cantabrian Range at which Holocene *P. sylvestris* macroremains have been found;

these remains reflect the extinction of a relic population of this species after 2170 ± 50 ^{14}C yr BP. These findings are consistent with other palaeoecological evidence that supports the existence of pinewoods in the area over long periods of the Quaternary.

The palaeobotanic record available for the last glacial cycle suggests that pinewoods were important during both the glacial and interglacial stages in the Iberian Peninsula (Badal *et al.*, 1994; Maldonado, 1994; Carrión, 2002; Gómez-Orellana *et al.*, 2007), thereby confirming the peninsula's role as a glacial refuge area.

In north-western Iberia, *P. sylvestris* appeared during the Würm III period (around 40,000 yr BP). Macrofossils of the species dating to the Late Pleistocene have been collected close to the Cantabrian mountains, but always at low- to mid-altitudes (Alcalde *et al.*, 2003; Figueiral & Carcaillet, 2005; Uzquiano, 2005; García-Amorena *et al.*, 2007).

The Northern Plateau is home to a few sites where *P. sylvestris* might have been the protagonist of subsequent colonization between the late glacial period and the onset of the Holocene (14,000–8000 yr BP). It was probably a major component of forests in the western mountain ranges of the Iberian Peninsula (Menéndez Amor & Ortega, 1958; Menéndez Amor & Florschütz, 1961; Muñoz Sobrino *et al.*, 2001, 2004), on the foothills and mid-altitude plateaux of north-western Iberia (Muñoz Sobrino *et al.*, 1996; Alcalde *et al.*, 2000), in some Cantabrian coastal areas (Uzquiano, 1992), and in the lowlands of the Duero Basin (García Antón *et al.*, 1995; Franco-Múgica *et al.*, 2001; Figueiral & Carcaillet, 2005).

Ecological interactions: climate and soil

The onset of wetter, more temperate conditions at the beginning of the Holocene saw the expansion of mesophilous taxa, and promoted the early decline of pinewoods in north-western Iberia. In essence, this pattern of change is quite similar to that reported for the Iberian Central Range by Rubiales *et al.* (2007). In areas with an Atlantic climate (i.e. the western and northern slopes of the Cantabrian Range) the same kind of change (although more sudden) occurred earlier than in the Central Range mountain range. Deciduous taxa were able to compete successfully with the conifers established in the late-glacial, spreading rapidly westwards (see Fig. 4). The sites of Pozo do Carballal, (Muñoz Sobrino *et al.*, 1997), Las Lamas, (Maldonado, 1994) and Lago de Ajo (Allen *et al.*, 1996) all show this pattern of early succession.

Warmer temperatures probably allowed vertical migration of pines. They persisted over time when they reached mountain environments with a drier, more continental climate, for example on the inland (subcontinental) slopes of the Cantabrian Range. In addition, the regional persistence of *P. sylvestris* stands might be related to the longevity of the species and its capacity to persist on histosols and other soils with acidic humus layers. As well as their persistence in Vega de Viejos, pinewoods maintained their dominance during the Late Holocene on the eastern sites of Cevico Navero (Roig

et al., 1997), Lillo (García Antón *et al.*, 1997; Muñoz Sobrino *et al.*, 2005) and the headwaters of the Porma, Curueño and Esla rivers (Sánchez Hernando *et al.*, 1999) (Fig. 4).

Biotic interactions, human impact and pine survival

Abiotic factors such as climate and soil are not the only factors that should be considered when trying to understand Cantabrian post-glacial vegetation dynamics. Deforestation and erosion processes triggered by human activity also seem to have been crucial over historical time. However, resistance through inertia may also have influenced these dynamics. Once *P. sylvestris* became dominant, it would have tended to prevent the establishment of equally suitable or even potentially superior taxa. Established pine forests were 'playing at home' (the 'pre-emptive competition' effect *sensu* Hallam, 1987), and limited turnover by resisting invasion by hardwoods, which were favoured by the climate. Human activity may have destabilized this equilibrium, encouraging (with help from other factors) important changes in the landscape. Although the magnitude of this change probably varied widely depending on the region, the regression of highland forests at the end of the Holocene occurred all over the Iberian Peninsula. Changes in the frequency and severity of fires (of either human or climatic origin), grazing, tree felling and even agriculture may all have led to important disturbances with decisive effects on succession patterns. Fire-resilient communities and re-sprouters would have been favoured over *P. sylvestris*, which is much more sensitive to human disturbance. In the Cantabrian Range, the time of proliferation of Neolithic settlements matches that of forest decline. The first evidence of human activity appears around 5000 yr BP, although the majority of palynological sites record significant impact only after 2000 yr BP (which intensified over the last millennium) (Allen *et al.*, 1996; García Antón *et al.*, 1997; Muñoz Sobrino *et al.*, 1997, 2007).

Long-term genetic consequences and relationships with *Tetrao urogallus*

The historical isolation model for *P. sylvestris* strongly agrees with data obtained from genetic studies. Its populations on the Iberian Northern Plateau and its peripheral mountain ranges show high haplotypic diversity and low among-population differentiation, consistent with recent (post-glacial) fragmentation (Robledo-Arnuncio *et al.*, 2005). Both the palaeoecological record and simulations support the existence of glacial refugia for this species in the Iberian Peninsula (Benito *et al.*, 2007; García-Amorena *et al.*, 2007), but also in the Alps, on the Hungarian Plain, in the Danube area, and in the Italian and Balkan peninsulas (Cheddadi *et al.*, 2006). The European distribution of the three haplotypes of *P. sylvestris* shows that their northward post-glacial expansion originated in refugia outside Iberia (Sinclair *et al.*, 1999; Soranzo *et al.*, 2000). In other words, during the last glacial cycle the Iberian populations underwent migration, expansion, retraction and

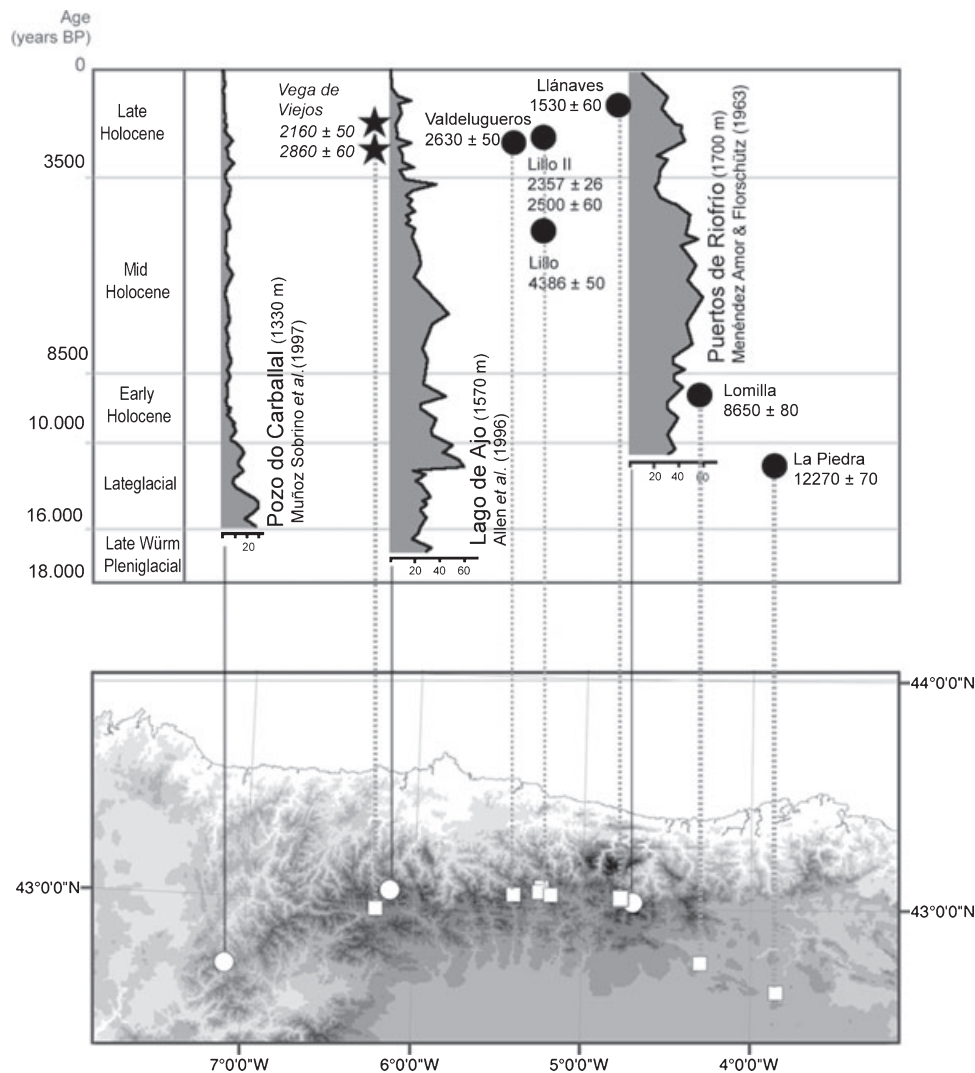


Figure 4 Fossil history of *Pinus* since the Last Glacial Maximum. The pollen percentages of *Pinus* at three selected sites along a west–east transect are shown. The palaeoecological evidence suggests a correspondence between the west–east climatic gradient (oceanicity/continentality) and the persistence of highland pinewoods. Stars represent the locations of the macroremains collected at Vega de Viejos; solid circles represent those at other sites for which references are included in the text.

extinction, but did not contribute to the Holocene recolonization beyond the Pyrenees.

The post-glacial changes in the distribution of *P. sylvestris* appear to be very similar to those experienced by the capercaillie (*Tetrao urogallus*), a bird symbolic of Eurasian coniferous forests. Phylogeographic studies involving mitochondrial DNA from capercaillie feathers and faeces have shown that the Cantabrian populations are the most genetically distinct (and depauperate) in Europe; other populations, in contrast, seem to be very homogeneous (Duriez *et al.*, 2007; Rodríguez Muñoz *et al.*, 2007). Only the capercaillies of the Pyrenees, which may have experienced recent contact with, or isolation from, the Cantabrian populations, show genetic similarities with the latter. The available genetic data for the Iberian populations agree with their ancient fragmentation, revealing a trend in their distribution that parallels that of *P. sylvestris* (the dominant species of the capercaillie's habitat

over most of its current range in the Pyrenees and outside the Iberian Peninsula; Fig. 5). The capercaillie is a typical folivore of Palaearctic coniferous forests, and the majority of its populations feed almost exclusively on conifer needles for most of the year. However, in today's mountain environments of north-western Iberia, which are home mainly to shrub communities and hardwood forests, they have developed unique adaptations, changing their diet to make use of different resources depending on the site. During winter and spring they usually consume beech buds, holly leaves, ferns or heather instead of pine needles (Rodríguez & Obeso, 2000). Given the pattern of Holocene forest history, their diet probably changed only recently, when pine populations declined and were replaced by shrubs, oak stands (*Quercus pyrenaica* and *Quercus petraea*) and beech forests – the rapid expansion of which occurred only after c. 4000 yr BP in these mountains (Martínez Aienza & Morla, 1992; Magri *et al.*, 2006).

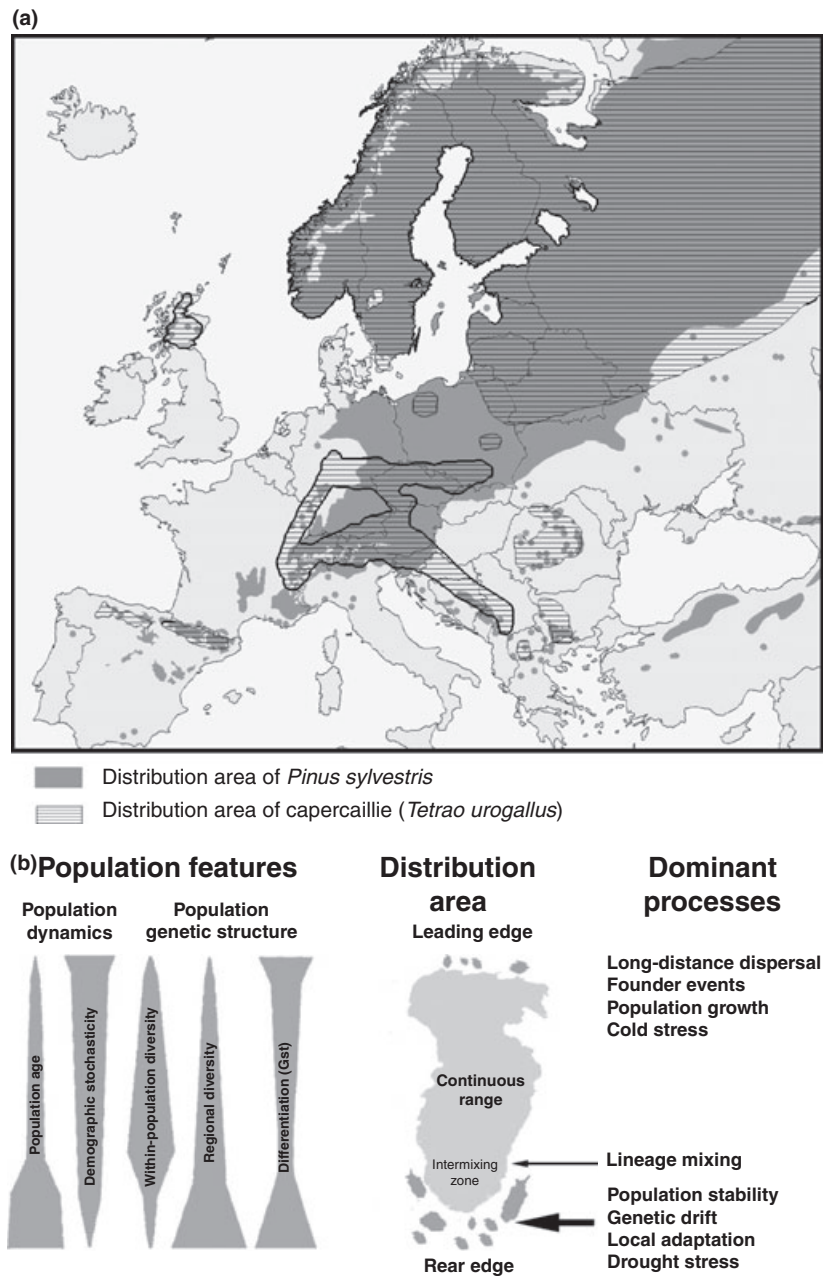


Figure 5 (a) Distributions of *Pinus sylvestris* and *Tetrax urogallus*, from Mátyás *et al.* (2004) and Storch (2000). Besides being the main food resource of the capercaillie (*Tetrax urogallus*), *P. sylvestris* is the dominant taxon over most of its range. The Cantabrian Range is an exception, probably owing to the recent local decline and scarcity of the species. (b) The populations of both species show the typical genetic differentiation of rear-edge populations at low latitudes. Redrawn from Hampe & Petit (2005).

Implications for management and conservation

The palaeobotanic and genetic data available suggest that the persistence of rear-edge populations at the low-latitude margins is crucial in the long-term conservation of genetic diversity (Hampe & Petit, 2005). These populations do not have to be the source of long-distance post-glacial recolonizations (see Hewitt, 2000; Petit *et al.*, 2003) (as is the case for *P. sylvestris* and *T. urogallus*), but they maintain a valuable genetic resource, and have played a key role in the conservation of biodiversity over the Quaternary. These populations could be even more important if climate change reshuffles the geographic distribution of flora and fauna.

In today's Iberian Peninsula, *P. sylvestris* has its westernmost limit in the Serra do Gerês (Portugal) and Sierra de Gredos (Spain), and its southernmost in the Sierra Nevada and Sierra de Baza (Spain). The persistence of these stands is probably related to the longevity and resistance of the adult trees, as their ability to regenerate seems to be severely reduced. These populations are highly fragmented, and several studies have already pointed out their biological decline as a result of climatic, biotic, and anthropogenic factors (Hódar *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2004; Rubiales *et al.*, 2007). In north-western Iberia the stands at Lillo and Velilla del Río Carrión seem to be the only viable populations with any mid-term chance of survival.

The capacity of *P. sylvestris* to persist in marginal stands remains uncertain. Certainly, the longevity of the individuals may, to some extent, make up for their low reproductive ability, allowing stands to endure long periods without recruitment (García & Zamora, 2003). Furthermore, the heterogeneity of Iberian environments, which allowed the existence of refugia, guarantees the availability of potential niches for the species without the need for long-distance migration – although these may already be occupied. However, simulations restrict the potential area of the species in Iberia to a few enclaves under the scenarios of climate change projected by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (Benito *et al.*, in press). Thus, the extinction of its populations at the regional scale is very possible – the same has been noted for numerous species worldwide (Thomas *et al.*, 2004). Conservation strategies are therefore urgently needed to detect valuable stands, and measures should be adopted (taking into account the influence of man) to monitor the population dynamics of this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

Carlos Morla not only assisted us during fieldwork, but also worked with us in all aspects of this study. We express our gratitude to him for his encouragement and his helpful comments, which greatly improved our discussion. Juan Carlos Moreno (UAM) also assisted with fieldwork, and Luis García Esteban and Francisco Masedo (UPM) provided guidance on wood identification. We thank Rafael Escibano and M^a Paz Aramburu (UPM) for help in locating the study site, and for putting us in contact with Macario Fernández, the owner of the land where the macrofossils were collected. Macario kindly permitted access for field sampling. Adrian Burton and John Birks corrected the English. We are also grateful to Mariana Fernández Olalla, José Carrión, Pim van der Knaap and John Birks for their constructive comments. This research was partially funded by the Spanish *Ministerio de Educación y Ciencia* (projects CGL2004-00048 and CGL-2006-02956-BOS).

REFERENCES

- Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez, F., Maldonado, J., Morla, C. & Postigo, J.M. (2000) Estudio de los macrorestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campoo, Palencia, Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **59**, 101–112.
- Alcalde, C., Gómez Manzaneque, F., Postigo, J.M., Sanz, E. & Menéndez-Pidal, I. (2003) *Pinus sylvestris* L. en el Pleistoceno superior del Duero (Vega Cintora, Soria, España). *Cuaternario y Geomorfología*, **17**, 21–28.
- Allen, J.R.M., Huntley, B. & Watts, W.A. (1996) The vegetation and climate of northwest Iberian over the last 14000 yr. *Journal of Quaternary Science*, **11**, 125–147.
- Badal, E., Bernabeu, J. & Vernet, J.L. (1994) Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000–4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany*, **3**, 155–166.
- Benito, M., Sánchez, R. & Sainz, H. (2007) Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the Last Glacial Maximum and mid-Holocene. *Ecography*, **30**, 120–134.
- Benito, M., Sánchez, R. & Sainz, H. (in press) The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian Peninsula from the last maximum glacial (21000BP) to 2100 under climate change. *The Holocene*.
- Carrión, J.S. (2002) Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews*, **21**, 2047–2066.
- Castellarnau, J.M. (1883) Estudio micrográfico de la madera de las coníferas españolas y especialmente del género *Pinus*. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **12**, 131–219.
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J.A. & Gómez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266–277.
- Cheddadi, R., Vendramin, G.G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J.M., de Beaulieu, J.L., Sadori, L., Jost, A. & Lund, D. (2006) Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 271–282.
- Duriez, O., Sachet, J.M., Ménoni, E., Pidancier, N., Miquel, C. & Taberlet, P. (2007) Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mounts? *Conservation Genetics*, **8**, 513–526.
- Farjon, A. (1984) *Pines: drawings and descriptions of the genus*. E. J. Brill and W. Backhuys, Leiden.
- Figueiral, I. & Carcaillet, C. (2005) A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. *Quaternary Science Reviews*, **24**, 2466–2476.
- Franco, J.A. (1986) *Pinus* L. *Flora Iberica*. Vol. 1. *Lycopodiaceae–Papaveraceae* (ed. by S. Castroviejo, M. Laínz, G. López, P. Montserrat, F. Muñoz, J. Paiva and L. Villar), pp. 168–174. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (2001) The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish Northern Meseta. *The Holocene*, **11**, 343–358.
- García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (1995) Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **52**, 187–195.
- García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C. & Sainz, H. (1997) New data concerning the evolution of the vegetation in the Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography*, **24**, 929–934.
- García, L. & Guindeo, A. (1988) *Anatomía e identificación de las maderas de coníferas españolas*. AITIM, Madrid.

- García, D. & Zamora, R. (2003) Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 921–926.
- García-Amorena, I., Gómez Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G. & Morla, C. (2007) The Late Quaternary coastal forests of western Iberia; a study of their macroremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **254**, 448–461.
- Gómez-Orellana, L., Ramil Rego, P. & Muñoz Sobrino, C. (2007) The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quaternary Research*, **67**, 438–452.
- Greguss, P. (1955) *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akademiai Kiadó, Budapest.
- Hallam, A. (1987) Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe. *Paleobiology*, **13**, 152–168.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461–467.
- Hellberg, E. & Carcaillet, C. (2003) Wood anatomy of West European *Betula*: quantitative descriptions and applications for routine identification in paleoecological studies. *Écoscience*, **10**, 370–379.
- Hewitt, G.M. (2000) The genetic legacy of the ice ages. *Nature*, **405**, 907–913.
- Hódar, J.A., Castro, J. & Zamora, R. (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation*, **110**, 123–129.
- Jacquot, C. (1955) *Atlas d'anatomie des bois des conifères*. Centre Technique du Bois, Paris.
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gomory, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., van der Knaap, W.O., Petit, R.J. & de Beaulieu, J.L. (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, **171**, 199–221.
- Maldonado, F.J. (1994) *Evolución tardiglaciaria y holocena de los macizos del Noroeste Peninsular*. PhD Thesis, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- Martínez Atienza, F. & Morla, C. (1992) Aproximación a la paleocorología holocena de *Fagus* en la Península Ibérica a través de datos paleopolínicos. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, **1**, 135–145.
- Mátyás, C., Ackzell, L. & Samuel, C.J.A. (2004) *EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for Scots pine* (*Pinus sylvestris*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
- Menéndez Amor, J. & Florschütz, F. (1961) Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. Resultado del análisis palinológico de algunas series de muestras de turba, arcilla y otros sedimentos en los alrededores de I. Puebla de Sanabria (Zamora). *Estudios Geológicos*, **17**, 83–99.
- Menéndez Amor, J. & Florschütz, F. (1963) Sur les éléments steppiques dans la végétation quaternaire de l'Espagne. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Secc. Geol.)*, **61**, 121–133.
- Menéndez Amor, J. & Ortega, M.T. (1958) Determinación de las especies de *Pinus* que en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora) vivieron a lo largo del Tardiglaciario y Holoceno. *Anales Asociación Española para el Progreso de las Ciencias*, **23**, 606–626.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P., Delibes De Castro, G. & Rojo Guerra, M. (1996) Datos paleobotánicos sobre la Turbera de La Piedra (Páramo de Tozo, Burgos). *Biogeografía Pleistoceno-Holocena de la Península Ibérica* (ed. by P. Ramil Rego, C. Fernández Rodríguez and M. Rodríguez Guitián), pp. 149–162. Xunta de Galicia, Santiago de Compostela.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (1997) Upland vegetation in the north-west Iberian peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Vegetation History and Archaeobotany*, **6**, 215–233.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (2001) Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial-interglacial transition. *Vegetation History and Archaeobotany*, **10**, 7–21.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M. (2004) Vegetation of the Lago de Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. *Vegetation History and Archaeobotany*, **13**, 1–21.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Gómez-Orellana, L. (2005) Palynological data about major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas*, **34**, 381–400.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Gómez Orellana, L. (2007) Late Würm and early Holocene in the mountains of northwest Iberia: biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Vegetation History and Archaeobotany*, **16**, 223–240.
- Olazábal, L. (1856) *Suelo, clima, cultivo agrario y forestal en la provincia de Vizcaya*. Memorias de la Academia de Ciencias, Tomo IV, Madrid.
- Ozenda, P. & Borel, J.L. (2000) An ecological map of Europe: why and how? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie/Life Sciences*, **323**, 983–994.
- Peraza, C. (1964) *Estudio de las maderas de coníferas españolas y de la zona norte de Marruecos*. Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Damesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S. & Vendramin, G.G. (2003) Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, **300**, 1563–1565.
- Planellas-Giral, J. (1852) *Ensayo de una flora fanerogámica Gallega*. Santiago de Compostela.

- Reimer, P., Baillie, M., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J., Bertrand, C., Blackwell, P., Buck, C.E., Burr, G., Cutler, K., Damon, P., Edwards, R., Fairbanks, R., Friedrich, M., Guilderson, T., Hughen, K., Kromer, B., McCormac, F., Manning, S., Bronk Ramsey, C., Reimer, R., Remmele, S., Southon, J., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F., van der Plicht, J. & Weyhenmeyer, C. (2004) IntCal04 Terrestrial radiocarbon age calibration, 0–26 cal kyr BP. *Radiocarbon*, **46**, 1029–1058.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Collada, C., Alía, R. & Gil, L. (2005) Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* L. in a Mediterranean refugial area. *Journal of Biogeography*, **32**, 595–605.
- Rodríguez Muñoz, R., Mirol, P.M., Segelbacher, G., Fernández, A. & Tregenza, T. (2007) Genetic differentiation of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the Southern edge of the species range. *Conservation Genetics*, **8**, 659–670.
- Rodríguez, A.E. & Obeso, J.R. (2000) Diet of the Cantabrian capercaillie: geographic variation and energetic content. *Ardeola*, **47**, 77–83.
- Roig, S., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C. & Sánchez, L.J. (1997) Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **55**, 111–123.
- Rubiales, J.M., García-Amorena, I., Génova, M., Gómez Manzaneque, F. & Morla, C. (2007) The Holocene history of highland pine forests in a submediterranean mountain: the case of Gredos mountain range (Iberian Central range, Spain). *Quaternary Science Reviews*, **26**, 1759–1770.
- Ruiz Urrestarazu, M.M. (1989) Pinares-reliquia en el monte Gorbea. *Sustrai*, **14**, 66–67.
- Sánchez Hernando, L.J., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C. & del Nido, J. (1999) Identificación de macrorrestos vegetales holocenos en las cuencas altas de los ríos Porma, Curueño y Esla (León, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Secc. Biol.)*, **95**, 31–42.
- Schweingruber, F. (1990) *Anatomy of European woods*. WSL/FNP, Paul Haupt Berne & Stuttgart Publishers, Stuttgart.
- Sinclair, W.T., Morman, J.D. & Ennos, R.A. (1999) The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, **8**, 83–88.
- Soranzo, N., Alía, R., Provan, J. & Powell, W. (2000) Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology*, **9**, 1205–1211.
- Storch, I. (2000) *Grouse Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004*. WPA/BirdLife/SSC Grouse Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge; and The World Pheasant Association, Reading.
- Stuiver, M. & Reimer, P.J. (1993) Extended ^{14}C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. *Radiocarbon*, **35**, 215–230. CALIB 5.0 radiocarbon calibration program: <http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/>
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Uzquiano, P. (1992) The late glacial/postglacial transition in the Cantabrian Cordillera (Asturias and Cantabria, Spain) based on charcoal analysis. *Palaios*, **7**, 540–547.
- Uzquiano, P. (2005) El registro antracológico durante la transición Musteriense-Paleolítico Superior Inicial. Vegetación, paleoambiente y modos de vida alrededor del fuego. *Museo de Altamira. Monografías*, **20**, 255–274.
- Vernet, J.L., Ogererau, P., Figueireal, I., Machado Yanes, C. & Uzquiano, P. (2001) *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents. Sud-ouest de l'Europe: France, Péninsule ibérique et Iles Canaries*. CNRS Editions, Paris.
- Willkomm, H.M. (1896) *Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Willkomm, H.M. & Lange, J.M.C. (1861) *Prodromus florae hispanicae seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt*, Vol. I. Stuttgart.

BIOSKETCHES

Juan Manuel Rubiales, a PhD student, works as a technician at the Botany Laboratory, Universidad Politécnica de Madrid. His research focuses on the long-term forest dynamics of Mediterranean ecosystems and its relationship with environmental changes.

Ignacio García-Amorena is an assistant lecturer in botany and geobotany at the Universidad Politécnica de Madrid. His interests are climate change and plant responses, and the Quaternary history of vegetation in the Iberian peninsula.

Salvia García is a PhD student at the Universidad Politécnica de Madrid. Her research interests include the taxonomic value and palaeoecological significance of *Pinus* needles.

Fernando Gómez Manzaneque is a lecturer in botany and geobotany at the Universidad Politécnica de Madrid. His research interests include Cenozoic palaeoecology, forest biogeography and Iberian flora.

Editor: John Birks

Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](#)

Quaternary Science Reviews

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quascirev

Highlights

- We present data based on macro- and megafossils at the Holocene from 12 sites located in the mountains of NW Iberia.
- *Pinus gr. sylvestris* occurred over the highlands of the western Cantabrian Range as a natural element of the vegetation.
- In the westernmost mountains, other taxa (*Betula*, *Quercus*) were dominant over the forest landscapes.
- Historical, pollen and macrofossil data evidence that pines survived well into the historical period.
- Pine populations may have suffered an important demise and local extinctions during the last millennia.

Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](#)

Quaternary Science Reviews

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quascirev

Holocene distribution of woody taxa at the westernmost limit of the Circumboreal/Mediterranean boundary: Evidence from wood remains

Q8 Juan M. Rubiales*, Javier Ezquerra, Castor Muñoz Sobrino, María M. Génova, Luis Gil, Pablo Ramil-Rego,
Fernando Gómez Manzaneque

Q1 Escuela de Ingeniería Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 9 April 2011

Received in revised form

11 November 2011

Accepted 12 November 2011

Available online xxx

Keywords:

Palaeoecology

Historical biogeography

Holocene

Megafossil

Iberian Peninsula

ABSTRACT

Macrofossils and megafossils of different genera, which were found in twelve localities in the mountains of northwest Iberia, provide spatially precise evidence of their distribution in the region during the Holocene. Macrofossils were recovered from mires, eroded peat bogs and lakes, identified by their wood anatomy and dated using radiocarbon methods. Conifers (*Pinus*), deciduous trees (*Betula*, *Salix*, *Quercus*) and shrubs (*Erica*, *Fabaceae*) were identified. The findings of *Pinus* gr. *sylvestris* have special biogeographical significance. The available palaeoecological data from the Cantabrian Range and nearby mountains (Ancares and Courel) indicate that pines have grown during the Holocene over the highlands of the western part of the Cantabrian Range area as a natural vegetation element. Nevertheless, *Pinus sylvestris* is the only pine species that is currently present in the Cantabrian Mountains, and its natural distribution area is now limited to a few enclaves in the western range edge. In this study, we provide a number of conclusive findings demonstrating that the past distribution of *Pinus* gr. *sylvestris/nigra* in this region suffered an important range contraction during the last two millennia. Historical data also support this idea, as they strongly suggest that this species survived well into the historical period.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The southwestern edge of the Circumboreal biogeographical region is found in the mountains of northwestern Iberia (Takhtajan, 1986) and constitutes the southern range edge of a number of animal and plant species that are widely distributed at higher latitudes. Despite the fact that this area bears a high degree of floristic endemism (Costa et al., 1992; Izco et al., 2004; Llamas et al., 2007) and enrichment of narrowly endemic invertebrates (Vinçon and Pardo, 2004) and vertebrates (IUCN, 2010), major conservation efforts in this area have traditionally targeted long-term isolated, genetically differentiated populations that currently live in relatively confined areas (Gómez and Lunt, 2007). These characteristics apply to the Cantabrian capercaillie (*Tetrao urogallus*) and the Cantabrian brown bear (*Ursus arctos*) (Storch, 2007; Valdiosera et al., 2008), which are two important foci of Spanish conservation policies.

However, biogeographical interest in regional tree vegetation has remained limited even if some tree species probably could have played key roles in the Holocene history of certain relictual animal

populations (Rubiales et al., 2009). Long-term temporal records have become valuable sources of data that provide a larger perspective on the species distribution, dynamics and conservation of ecosystems (Birks, 1996; Carrión, 2002; Gillson and Willis, 2004). Recent advances in palaeoecological research indicate the existence of both glacial and interglacial refugia in northwestern Iberia, especially in the coastal areas (Gómez-Orellana et al., 2007). Furthermore, the available data for the innermost mountains have served to highlight the changing biogeographical importance of some key species in the area, as is the case for *Fagus sylvatica* L. (Muñoz Sobrino et al., 2009) and *Pinus sylvestris* L. (Rubiales et al., 2008).

In this area of southwestern Europe, most of the available information comes from the study of pollen sequences, and few studies have been conducted on macrofossil or megafossil remains (Alcalde et al., 2006; Carrión et al., 2010a). The pollen-derived reconstructions that have been recently developed in the Cantabrian Mountains offer a large body of sequential data (Ramil-Rego et al., 1998; Muñoz-Sobrino et al., 2001, 2005, López Merino, 2009; Jalut et al., 2010), but, due to the taphonomic and taxonomic limitations of pollen analysis, the combination of macrofossil and microfossil data is necessary to avoid potentially inaccurate inferences on a species range's evolution and dynamics (Birks, 2003; Froyd, 2005). Furthermore, an additional source of data

* Corresponding author. Tel.: +34 91 336 637 8; fax: +34 91 543 95 57.

E-mail address: jm.rubiales@upm.es (J.M. Rubiales).

regarding past tree distribution has been obtained from the archaeobotanical record (Figueiral and Carcaillet, 2005), but the interpretation of this type of information is limited by cultural habits and is restricted to human-selected locations, which are frequently chosen because of their productivity or strategic position (Théry-Parisot et al., 2010). Thus, non-archaeological sites become enclaves of paramount interest to provide evidence of past range distributions and altitudinal limits of species. Some recent studies exemplify how certain features of the vegetation history could only have been detected by macrofossil analysis of non-archaeological sites (Birks and Birks, 2000; Carcaillet and Muller, 2005; Kullman, 2008).

This study compiles unpublished data of tree megafossils and macrofossils that were recovered during ten years of prospecting in diverse environments of the Cantabrian Mountain Range and adjacent mountains. In combination with palynological, archaeological and historical information, these data help us to understand the evolution and environmental history of vegetation in the western Cantabrian range during the Holocene. The mechanisms that exert control over vegetation changes or stability over time are also discussed in light of this new information. (Table 1).

2. Study area

2.1. Regional setting

This study examined sites that are spread along the western part of the Cantabrian Range, the most important mountain chain of northwestern Iberia, which straddles the boundary between the Circumboreal and Mediterranean biogeographical regions. The range extends over ca.350 km in a prevailing east-west direction, running nearly parallel to the sea and becoming more complex to the west. The Ancares and Courel Mountains are extensions of the main range toward the southwest. For convenience, they will be referred to as part of the Cantabrian Range (Fig. 1). Peña Ubiña (2417 m asl) is the highest mountain in the western half of the Cantabrian range, with a few other summits peaking over 2000 m.

Climatic differences between northern and southern slopes here have had a great impact on the local paleoecology (Ramil-Rego et al., 1998). The summit determines a sharp divide in the

amount and distribution of precipitation, mostly due to a rain shadow effect. These differences cause dramatic contrasts between north and south slopes and can reach more than 1000 mm/year locally (between over 1650 mm in the Atlantic façade and ca. 650 mm in the Bierzo depression (Fig. 2)). The variability in precipitation also corresponds to strong variations in the duration of the frost season and in the water availability during the summer. Generally, there is little or no water stress in the northern slopes while summer drought is generally severe in the southern slopes. Furthermore, the differences of insolation between the two slopes intensify this dissimilarity. A second gradient of oceanicity is shown in the west-east direction because westerly oceanic winds affect the western mountains (Ancares and Courel Mountains) more strongly than the eastern and central section of the Cantabrian Range. Climate, topography and geology make this area ecologically diverse. Palaeozoic siliceous bedrock predominates (slate, sandstone, schist and quartzite), although limestone is also present (and even dominates locally), and distinct physiography from undulating hilly lands to deep valleys and sharp relief are widely found. Glacial landforms are abundant, due to the influence of oceanic winds that have resulted in greater snowfall rates during colder stages of the Pleistocene (Gutiérrez Elorza, 1994).

At the regional scale, modern vegetation clearly responds to the climatic gradient of oceanicity-continentality. Today, a mild and humid climate favours the development of deciduous forests, which are dominated by *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matuschka) Liebl and their hybrid (*Q. x rosacea* Bechst.), *F. sylvatica* L. (which are scarce in the western part of the region) and *Betula pubescens* Ehrh on the upper slopes. In the deepest soils, diverse mixed forests grow (including *Fraxinus excelsior* L., *Corylus avellana* L., *Acer pseudoplatanus* L. and others). By contrast, in the inner and southern slopes, other types of woodlands are found, mostly dominated by *Quercus pyrenaica* Willd., patches of *Quercus faginea* Lam., *Juniperus thurifera* L. and, on both slopes, shrub communities including Ericaceae and Fabaceae within a well-developed Poaceae herbaceous layer near the summits. Pine forests, which are well developed in all other mountain ranges of northern Iberia, are nearly absent from the natural vegetation of the Cantabrian Mountains. Small, natural-looking stands of *P. sylvestris* only exist in the headwaters of the Porma and Carrión Rivers, of which the Lillo populations have the largest and best specimens.

Table 1
Locations of the sites where megafossils and macrofossils were found with references to their climatic characteristics. T: mean temperature; tM: mean temperature of the warmest month; tm: Mean temperature of the coldest month; P: precipitation. Data obtained from Ninyerola et al. (2005).

Site	Geographic location	Municipality (province)	Latitude–Longitude	Altitude (m)	T (°C)	tM (°C)	tm (°C)	P (mm. year ⁻¹)	Deposit type
Lagoa de Lucenza	Courel	Folgoso do Courel, (Lugo)	42.58–7.10	1375	7.8	21.8	–2.5	1720	Small lake
A Golada	Ancares	Pedrafita do Cebreiro (Lugo)	42.72–7.01	1210	8.5	22.4	–2.1	1550	Peat bog
Brañas de Lamela	Ancares	Tejeira (León)	42.77–6.85	1285	8.1	21.8	–2.5	1600	Peat bog
Suárbol	Ancares	Suárbol (León)	42.86–6.84	1370	7.6	20.3	–3.0	1680	Peat bog
Balouta	Ancares	Balouta (León)	42.88–6.79	1300	7.5	20.5	–2.9	1700	Soil profile
Sosas	Laciana, W Cantabrian Range	Sosas de Laciana (León)	42.95–6.29	1480	7.0	22.3	–2.5	1210	Peat bog
Mena	Babia, W Cantabrian Range	Mena de Babia (León)	42.92–6.12	1650	8.0	22.0	–2.3	1190	Stream bank
Riolago	Babia, W Cantabrian Range	Riolago de Babia (León)	42.93–6.08	1750	7.0	24.1	–3.6	1200	Lake/Glacial deposit
Torrestío	Babia, W Cantabrian Range	Torrestío (León)	43.02–6.02	1520	7.0	22.5	–4.1	1040	Peat bog
Aralla	Luna, W Cantabrian Range	Aralla de Luna	42.90–5.83	1530	8.0	24.1	–4.1	1150	Stream bank
Riopinos	Central Cantabrian Range	Valdelugeros (León)	43.04–6.05	1430	4.0	21.4	–7.5	1300	Peat bog and fens/stream bank
San Feliz de la Lavanderas	La Cepeda, Cantabrian Foothills	San Feliz de la Lavanderas (León)	42.68–5.97	1300	9.0	26.0	–2.4	740	Peat bog



Fig. 1. Locations of the thirteen sites along the mountains of northwestern Iberia (Mountains of Courel, Ancares and Cantabrian Mountain Range in Spain) and the Eurosiberian-Mediterranean boundary following Rodríguez Guitián and Ramil-Rego (2008). The stars indicate the locations of the pollen records mentioned in Fig. 6 (1: Lagoa de Lucenza; 2, Pozo do Carballal; 3, La Mata).

Anthropogenic impacts are particularly important for understanding the current landscape configuration. The use of fire has served as a tool to prevent succession toward forested stages and has been used extensively in cattle management practices and, more locally, subsistence agriculture practices. Shrublands and herbaceous pasturelands have been widely favoured by human activities at mid-altitudes and on plains, being part of initial stages of vegetation succession (Ramil-Rego et al., 1998), but they are also stable communities in wetlands, rocky soils and at mountain ridges. Shrub communities are frequently found on steep slopes, and, at lower elevations, fertile pastures are maintained instead of mixed forests. In agroforestry systems, namely, *soutos* and *dehesas*, humans have widely changed the forest structure, creating patchy

forests in which intense tree clearings and pruning leave open spaces that are used as a source of cattle fodder. Finally, recent afforestation activities with both softwoods and hardwoods (e.g., *Pinus* spp., *Castanea*) have heavily influenced the current habitat structure in part of the study area.

2.2. Description of the sites

The Lagoa de Lucenza site (1375 m asl) is a small, temporal lake (normally dry during the summer) that is situated in a basin of glacial origin and is enclosed by an ancient moraine. Its sedimentology consists of gyttja and clay with varying values of organic matter and gravels (Muñoz-Sobrino et al., 2001). The woody

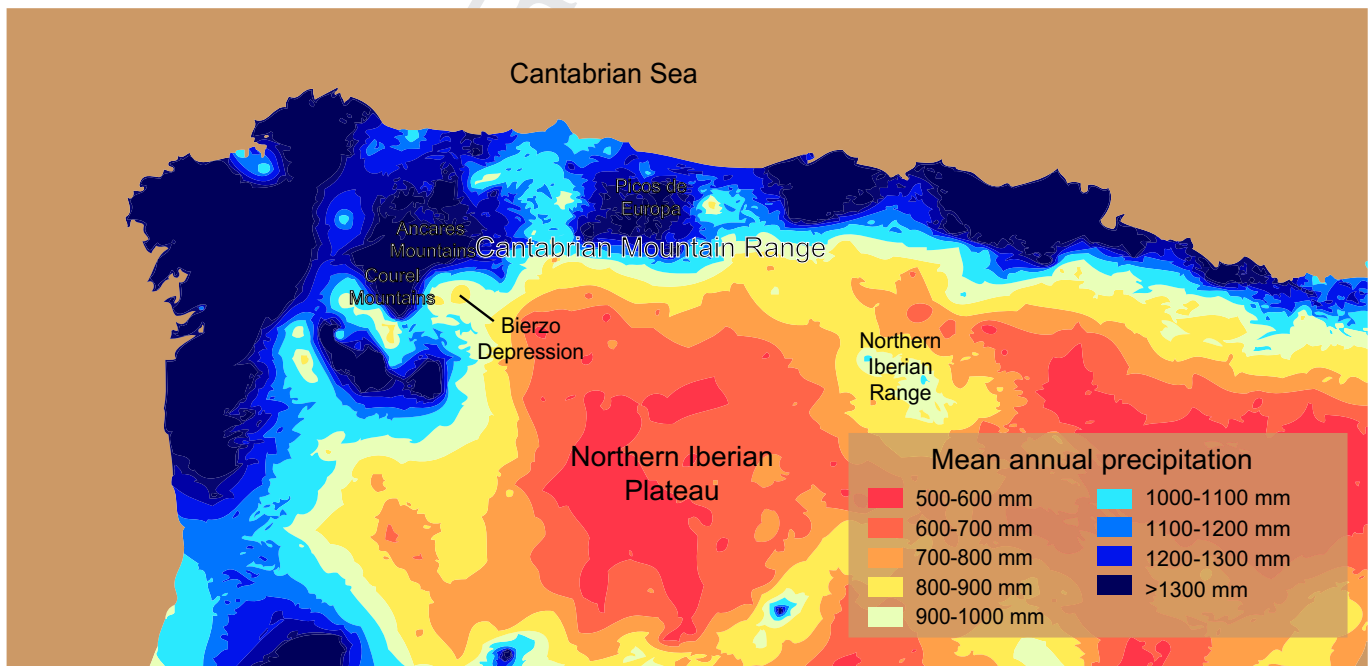


Fig. 2. Mean annual precipitation in northwest-central Iberia where there is great asymmetry between the coastal area and the inland plateau. Note that, in certain mountain areas close to our study area, dramatic differences occur in terms of mean precipitation between the northern and southern slopes. Image modified from Ninyerola et al. (2005).

remains analysed in this study were located 50–70 cm deep in the layer of gyttja.

A Golada (1210 m asl) is a peat bog that originated from the rupture of a phreatic level. Here, several sedimentary facies were identified. The upper facies is fibrous peat (up to 95 cm deep) and is followed by a level of humified peat (95–150 cm deep), clays (150–200 cm) and saprolites (200–265 cm). Wood remains were recovered at ca. 40, 80, 110 and 210 cm deep.

Suárbol (1370 m asl) is a peat bog situated at the bottom of an ancient glacial valley. The upper layer of the core that was made at Suárbol is composed of fibrous peat (up to 65 cm deep) followed by a shallow layer of sand and gravel and another level of humified peat (85–125 cm). Wood remains were located at depths of ca. 55 and 110 cm.

Brañas de Lamela (1285 m asl) is another peat bog that is situated at the right margin of a stream named Valongo in a zone of impeded drainage by an ancient moraine. The upper sediments are fibrous peat (up to 110 cm deep) and humified peat (110–180 cm). Woody remains were recovered at depths of 100–120 cm. Further details on the local settings of the aforementioned sites can be found in Muñoz Sobrino et al. (1997).

The remains from Balouta (1300 m asl) were recovered in a polycyclic soil where a trench revealed signs of former periglacial activity (Moares et al., 1996). The upper horizon (0–40 cm) is composed of clay with abundant organic matter and a basal layer of slates. It is followed by another clayey-silt horizon (40–50 cm) in which charcoal was recovered with another layer of slate at the bottom of this horizon. At the deepest part of this soil, there is another clayey-silt horizon that is more abundant in gravel (55–80 cm).

The landscape of the valley of Balouta is almost treeless today, containing dense shrubs of *Erica* spp., *Cytisus* and *Genista*.

The woody remains from Sosas (Sosas de Laciana, 1480 m asl) were located in a pit that was created in a peat bog when reforestation work was being done close to the site. It was recovered at a depth of ca. 40 cm in a treeless environment that included *Erica tetralix*, *Genista anglica* and *Sphagnum*. The surrounding lithology is slate, and the vegetation is mainly composed of heathlands (*Erica australis*) and some young and isolated *Betula* individuals.

The site of Mena (Mena de Babia, 1650 m asl) is located in an area of acidic soils that was developed on quartzites. Megafossils were recovered embedded in the soil in an eroded stream bank at ca. 15 cm in depth. Local vegetation is mainly composed of heathlands with *E. australis* and broom (mainly *Genista florida* and *Cytisus oromediterraneus*) and scattered individuals of *Betula alba* and *Q. petraea*.

In Riolago (Riolago de Babia, 1750 m asl) megafossils were preserved in the sediments of a moraine that was closing an ancient glacial cirque, which is now a small lake. The lithology is composed of slates and quartzites, and the regional vegetation is composed of heathlands of *E. australis* and broom (mainly *Genista obtusiramea*) and scattered individuals of *Betula* and *B. sylvestris*.

The woody remains of Torrestío (1520 m asl) were located on a fen when construction was being done to develop groundwater uptake in the area. Megafossils were recovered at 30–40-cm deep, embedded in peat. The vegetation present at the top of the fen is primarily heaths (*E. tetralix*) and *Sphagnum*. The vegetation nearby is mainly composed of heathlands (*E. australis*) and broom (*G. florida* and *C. oromediterraneus*) with isolated individuals of *B. alba*.

The findings of Riopinos (Valdelugeros, León) were recovered on a peat bog and at the bank of a stream at ca. 30 cm in depth. They were located during work on the construction of a road. The vegetation in the site is dominated by *E. tetralix* and *Sphagnum* spp. (on the peat bog) and heathlands of *E. australis* and *Calluna vulgaris*, including *Vaccinium myrtillus* and scattered individuals of *B. alba* and *Q. robur*.

In Aralla (Aralla de Luna, 1530 m asl), during the process of digging for the construction of a road, woody remains were located near the surface at ca. 10–20 cm in depth. They were embedded in peaty sediments at the margin of a stream. The lithology in the area is a mixture of slates, limestones and quartzites. The vegetation in the area is composed of shrublands, including *Genista hispanica*, *G. florida* and *Cytisus oromediterraneus*.

Finally, the site of San Feliz de las Lavanderas (1275 m asl) is located at a lower altitude on a fen through which a shallow stream currently flows. The predominant lithology is quartzite. Remains were located embedded in the sediment at ca. 10–20 cm deep. The findings were made during the process of digging for the construction of a track. Present-day vegetation includes *E. tetralix* and *C. vulgaris* (locally abundant at the site) and heathlands with *Erica australis*, *Erica umbellata* and *Pterospartum tridentatum*.

3. Materials and methods

Altogether, 89 wood remains from 12 sites were analysed through diverse histological methods to obtain a more precise taxonomical diagnosis based on wood anatomy (Figs. 3 and 4). First, all non-charred samples were prepared in thin section with a sliding microtome (radial, tangential and cross sections), stained with safranin and embedded on a hardening epoxy, as described by Schweingruber et al. (2006). However, when biological decay affected the woody remains, methodological limitations hindered the obtaining of high-quality slides. In these cases, additional analyses were carried out. As charcoal, decaying wood was studied by dark-field reflection microscopy after manually preparing the different sections of the specimens. This methodology allows the observation of some useful features for identification, but a number of important diagnostic elements cannot be shown. In this case, slivers of wood were macerated in Schultz's solution (800 cm³ of HNO₃, 4 g K₃ClO₄, 200 cm³ H₂O), mounted with water or glycerine jelly and observed using traditional transmission microscopy.

Identifications were made by comparing specimens with reference collections of modern wood and using classic atlases of wood anatomy identification (Greguss, 1955; Jacquiot, 1955; Peraza, 1964; García and Guindeo, 1988; Schweingruber, 1990; Vernet et al., 2001). As not all species were examined in previous studies, complementary efforts in wood identification were made by collecting new samples of modern wood, preparing them with the same methodology and comparing the fossil remains with this new material.

Conventional radiocarbon dating was carried out in the Centrum voor Isotopen Onderzoek, Groningen University (Groningen, The Netherlands), the Rocasolano Institute of Physical Chemistry, National Scientific Research Council (Madrid, Spain), Beta Analytic Inc. (Florida, USA) and Chrono Centre (Belfast, UK). Some of the dates reported in this study were previously published in Muñoz Sobrino et al. (1997, 2001). The calibration of all dated samples was performed using CALIB REV 6.0.0 software (Stuiver and Reimer, 1993) and the newest calibration dataset (Reimer et al., 2009).

4. Results

Eighty-nine wood specimens were identified, which belong to six different taxa. The wood samples collected from the westernmost sites were mostly derived from medium-to-small-sized branches, and the anatomical and morphological features rarely enhanced the identification attained by microfossil analysis. All of these samples were identified as hardwoods, as presented in Table 2. By contrast, megafossil identifications from the central

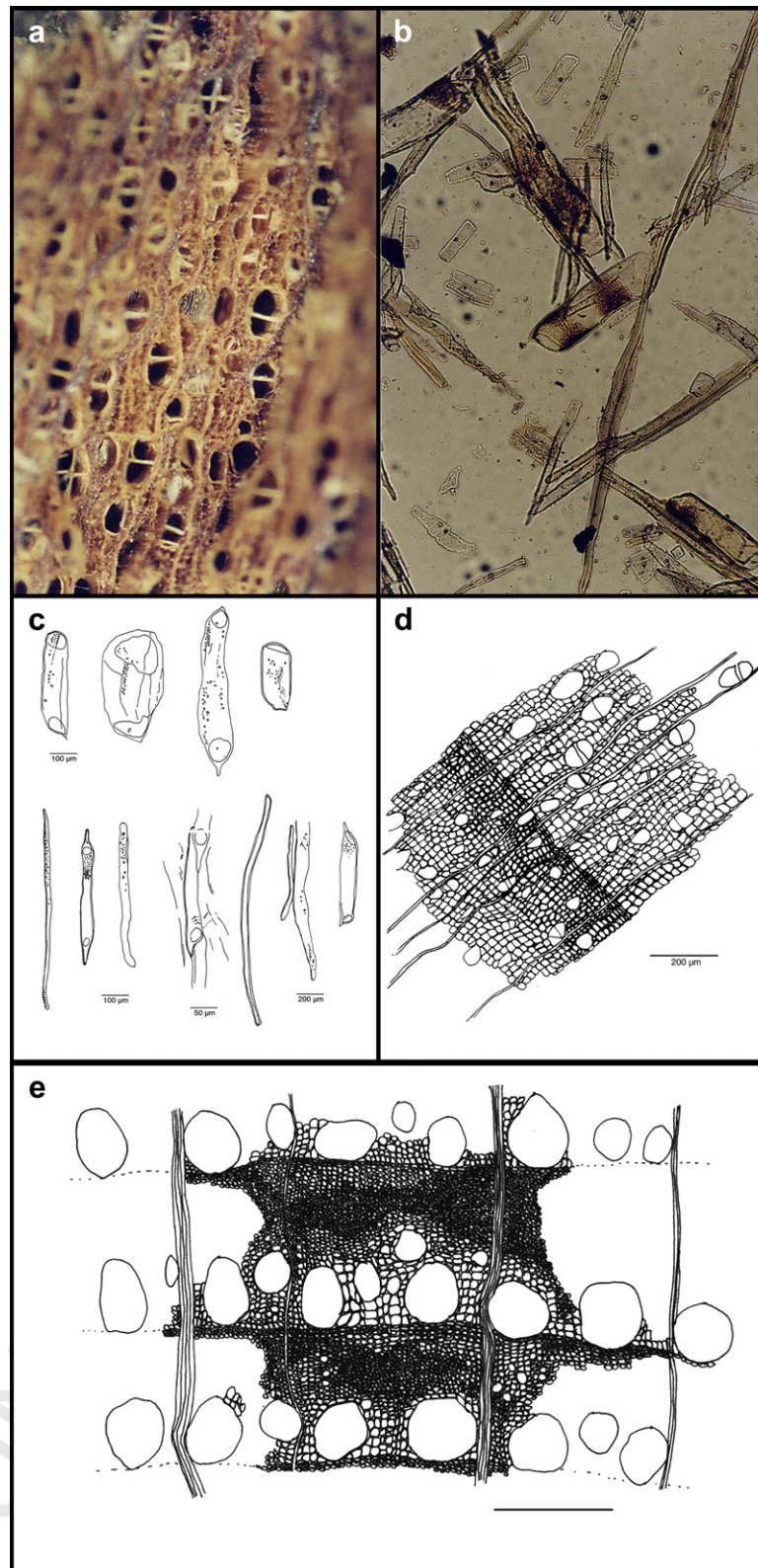


Fig. 3. Microscopic views and representation of four deciduous taxa identified within the studied sites. a) Arboreal *Betula*, transverse section; b and c) deciduous *Quercus*, elements observed by maceration; d) *Salix* sp.; and e) Leguminosae (*Cytisus scoparius* tp.).

sections of the western and central Cantabrian Range corresponded mainly to conifers, and no hardwoods samples were identified.

Radiocarbon dating showed that the ages of the collected material spanned the time period from ca. 9400 to 1100 cal yr BP

(Table 3). However, most of the samples correspond to the mid- and late Holocene. Early Holocene remains dated 9150 cal yr BP were only located at the Riologo site, where mid-Holocene remains were also found (dated 4338 cal yr BP).

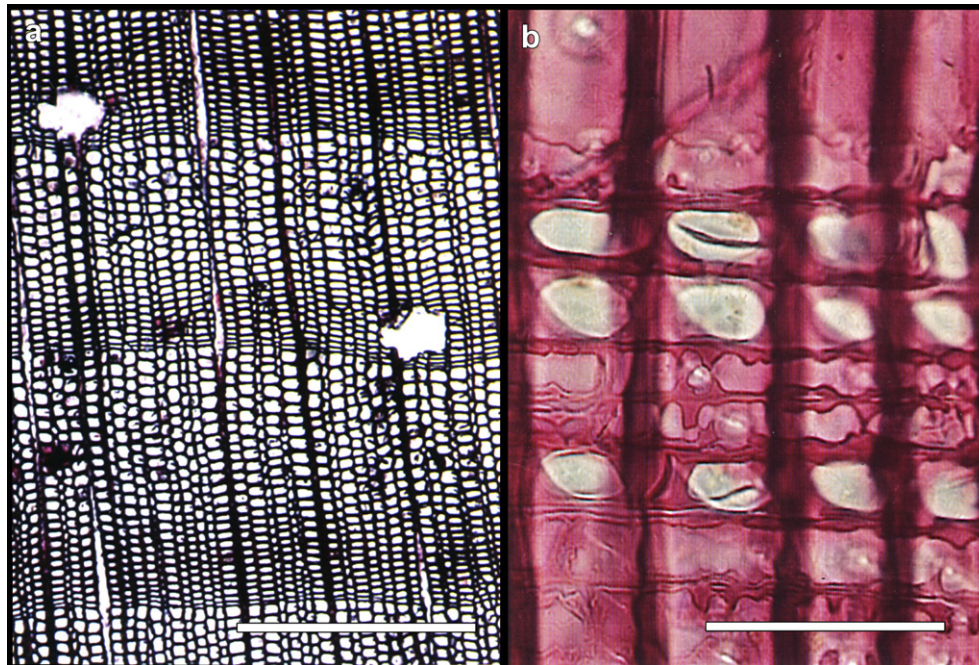


Fig. 4. Microscopic sections of *Pinus gr. sylvestris*. a) Transverse section, with openings due to resin ducts (scale bar: 0.5 mm), and b) radial section, in which fenestriform pits and dentate radial tracheids can be observed (scale bar: 0.1 mm).

5. Discussion

5.1. New macrofossil wood data in the mountains of northwestern Iberia: biogeographic considerations

The new findings extend the available palaeoecological dataset for macrofossils in the region by both filling in geographical gaps throughout the Cordillera and by yielding new Holocene dates for different tree species of major interest. The *Pinus gr. sylvestris* findings are of special biogeographical significance because pine is now extinct in the western section of the Cordillera. The new data that we present here allow us to refine the current hypotheses on its Holocene range history, which until now, has been determined

by a limited fossil dataset (Sánchez Hernando et al., 1999; Rubiales et al., 2008). In the present work, most of the evidence is directly dated and provided from non-archaeological sites, and these data reinforce and increase the precision of the information obtained from other palynological and archaeological sources.

In general terms, the information provided by macrofossils in the present study shows great concordance with existing pollen records (Muñoz Sobrino et al., 1997, 2001). In the sites located on the westernmost section of the range (Lagoa de Lucenza, A Golada, Brañas de Lamela, Balouta and Suárbor, where macrofossils were recovered from the same cores when pollen sequences were obtained), the woody remains generally correspond to the dominant taxa occurring in that part of the record, thereby confirming their local existence in the area (Fig. 5).

In the other cases, the comparison of the woody macrofossil information with the ecologically nearest pollen deposits also shows strong consistency, although the woody macrofossil information is able to detect local presence when low pollen percentages occur. This phenomenon is notable for the case of *Pinus*, as pollen percentages below 15% during the Holocene are frequently interpreted as long-distance pollen transport, due to the large-scale production and dispersion of this pollen type (e.g. Andrade et al., 1994; García Antón et al., 2006). Woody macrofossil and pollen evidence, however, could also reflect the high environmental variability observed in the area, as represented by patched forests or alternation in the dominant species through the Cordillera. Some palynological studies in other sites from the study area have interpreted moderate *Pinus* percentages as signals from the pine-wood of Lillo (Watts, 1986; Puente García et al., 1998) rather than data supporting a larger distribution of *Pinus* in these mountains. The interpretation of the role of pines in these mountains might also have been biased by prejudices against pines, which are derived from their extensive use in reforestation programmes during the 20th century throughout Spain (Valbuena-Carabaña et al., 2010). Other studies have suggested that pinewoods existed in these mountains during most of the Holocene (Muñoz-Sobrino et al., 2007). The data presented in this study support the

Table 2
Wood and charcoal identification.

Site	Logs	Twigs	Pieces of wood or branches	Charcoal fragments	Identified taxa
Lagoa de Lucenza		8	10		<i>Salix atrocinerea</i> tp.
A Golada	4	1	5		<i>Betula pubescens</i> tp.
		4	4		<i>Erica arborea</i> tp.
		4			<i>Betula pubescens</i> tp.
					<i>Quercus</i> sp. (deciduous)
Suárbor		2	1		<i>Betula pubescens</i> tp.
Brañas de Lamela			13		<i>Betula pubescens</i> tp.
Balouta				5	<i>Cytisus</i> tp.
				15	<i>Quercus</i> sp. (deciduous)
Sosas	2				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Mena	1				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Riolago	3				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Torrestío	1				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Aralla	1				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
Riopinos	8				<i>Pinus gr. sylvestris</i>
San Feliz de las Lavanderas	1				<i>Pinus gr. sylvestris</i>

Table 3

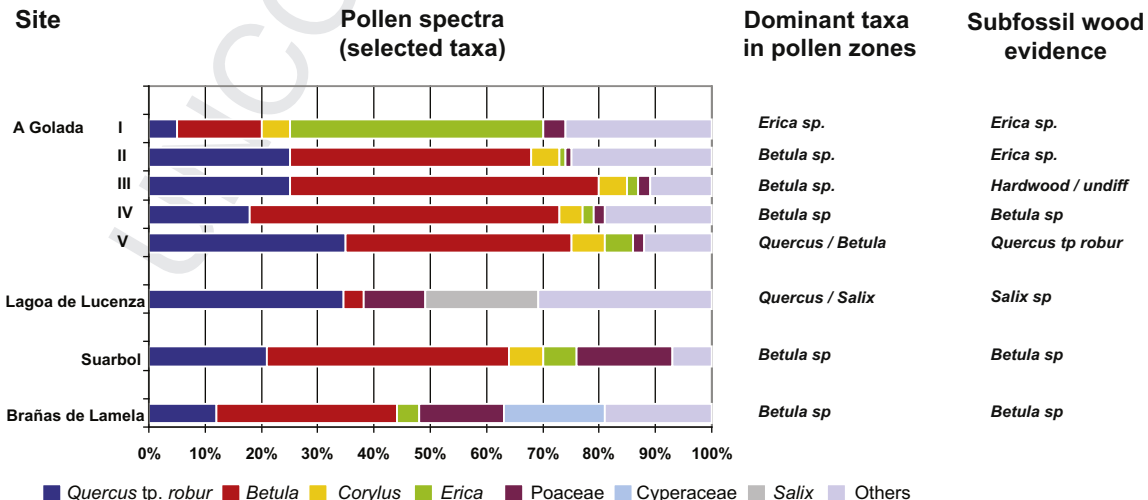
Radiocarbon dates from the sites where macrofossils were analysed. Dates with (*) were previously published (Muñoz Sobrino et al., 1997, 2001).

Lab code	Site	Material	Radiocarbon method	Wood species detected in the site	Radiocarbon ages (yr BP)	Two-sigma calibrated ages (cal yr BP)	Med probability (cal yr BP)
CSIC-1116*	Suárbol	Bulk sediment	Standard radiometric	<i>Betula pubescens</i> tp.	1250 ± 25	1086–1272	1211
Beta-263692	Mena	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	1490 ± 60	1299–1518	1384
UBA-17596	Aralla	Wood	AMS	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	1659 ± 26	1445–1689	1559
Beta-169212	Riopinos	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	2040 ± 60	1871–2150	2005
CSIC-1115*	Brañas de Lamela	Bulk sediment	Standard radiometric	<i>Betula pubescens</i> tp.	3090 ± 35	3218–3381	3313
GrN-21453*	A Golada	Wood	Standard radiometric	<i>Betula pubescens</i> tp.	3390 ± 40	3485–3816	3636
GrN-22829*	Lagoa de Lucenza	Bulk sediment	Standard radiometric	<i>Salix atrocinerea</i> tp., <i>Betula pubescens</i> tp., <i>Quercus</i> sp. deciduous	3710 ± 50	3903–4227	4050
Beta-169211	Riolago	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	3910 ± 60	4155–4517	4338
Beta-169214	Torrestío	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	4080 ± 70	4424–4821	4602
GrN-20823	Balouta	Charred remains	Standard radiometric	<i>Quercus</i> sp. deciduous <i>Cytisus</i> tp.	4280 ± 40	4711–4965	4850
Beta-179064	Sosas	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	4490 ± 60	4891–5313	5145
Beta-169213	Riopinos	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	5180 ± 70	5747–6178	5943
Beta-179063	Sosas	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	5530 ± 70	6192–6463	6334
UBA-17595	San Feliz de las Lavanderas	Wood	AMS	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	5742 ± 31	6453–6636	6539
Beta-169210	Riolago	Wood	Standard radiometric	<i>Pinus gr. sylvestris</i>	8190 ± 60	9007–9396	9151

indigenous character of *Pinus gr. sylvestris* in the entire area and a wider distribution of pinewoods in the past and provide us the opportunity to reinterpret old sequences with a new perspective. The palaeobotanical evidence provided in this study also suggests the weakness of the potential natural vegetation concept (e.g. Carrión, 2010; Chiarucci et al., 2010), particularly in complex transitional areas, such as these.

In southern Europe, *Pinus* identification at the species level is difficult to achieve from pollen remains, as eleven different species currently coexist. In the Iberian Peninsula, palynologists are eventually able to distinguish two groups based on their sizes and

morphologies: *sylvestris* and *pinaster* (see Ramil-Rego et al., 1998; Carrión et al., 2000). In the Cantabrian Mountains, it is commonly assumed that these pollen types correspond to these two particular *Pinus* species, as they are the only species naturally growing today in northwestern Iberia. However, macrofossil data report the existence of additional species of highland pines (*Pinus uncinata* Ramond ex DC and *Pinus nigra* Arnold) during the Quaternary in northwestern Iberia (Turner and Hannon, 1988; Roig et al., 1997; Alcalde et al., 2000). Well-preserved remains of cones (and charcoal or wood) can be distinguished to a greater degree than pollen, although the correct identification of wood from these three

**Fig. 5.** Comparison between pollen results and macrofossil data for cases in which both methods were applied. Pollen data obtained from Muñoz Sobrino et al. (1997, 2001).

species of the *sylvestris* group (which is equivalent to what is referred to in this study as 'highland pines' and includes *P. sylvestris*, *P. nigra* and, less probably, *P. uncinata*) requires particular conditions, and the species are often impossible to separate (Schweingruber, 1990; Carcaillet and Vernet, 2001; Rubiales et al., 2008).

In the mountains of northwestern Iberia, abundant *Pinus* pollen has been recovered widely in western Cantabrian sediments dating to the lateglacial (ca. 17,000 years cal yr BP; Muñoz-Sobrino et al., 2007). The records that cover the end of the Pleistocene indicate, as for most of Iberia, a predominant role of *Pinus* and *Betula* in the arboreal vegetation (Maldonado, 1994; Turner and Hannon, 1998; Ramil-Rego et al., 1998; Muñoz-Sobrino et al., 2004, 2007; Rubiales et al., 2010). Abundant macrofossil needles of *Pinus* and fruits of *Betula* were also recorded in lateglacial sediment at the Sanabria Marsh (at an altitude of 1050 m asl) up until ca. 8200 radiocarbon yr BP (Turner and Hannon, 1988). *P. sylvestris* macrofossil needles were also recovered in lake sediments at Lago de Ajo in the Cantabrian Mountains (at an altitude of 1570 m asl), but only after ca. 8500 radiocarbon yr BP (McKeever, 1984; Allen et al., 1996).

Palynological evidence points to major lateglacial – Early Holocene climate change as influencing the expansion of hardwoods at the expense of pine forests, particularly in environments influenced by maritime climates. This process of change may have relied on events of autogenic succession in which competitive broadleaf trees would have displaced conifers and in response to development of milder winters as a result of increasing maritime influence, which may have hindered pine survival and recruitment in the long term, as occurred in higher latitudes (Crawford et al., 2003; Crawford, 2005). These results are in agreement with a pattern of relative dissymmetry in the presence of *Pinus* during the Holocene following a macroclimatic framework in which oceanic areas (those exposed to northerly and westerly winds) register this early demise (Muñoz-Sobrino et al., 2007). Moreover, different patterns of land use by human groups (such as the use of fire) should not be dismissed (Allen et al., 1996; Ramil-Rego et al., 1998; Muñoz-Sobrino et al., 2004). Submediterranean, south facing slopes, high altitudes, histosols and shallow soils on shady slopes and quartzites allow the existence of persistent populations of pines dating to the historic period and even the present time (Rivas-Martínez, 1964; García Antón et al., 1997; Génova, 1998; Muñoz-Sobrino et al., 2003).

5.2. Climate fluctuations and vegetation response in the Cantabrian region during the Holocene

Palaeoclimatic data are relatively scarce for the Duero basin and the inner slopes of northern Iberia, mainly due to the absence of sedimentary deposits producing palaeo-environmental information with a strong temporal resolution. This lack of palaeoclimatic records makes necessary the use of information from lower altitudes at nearby areas. Although the climate differences are clearly discernable between mountains, middle altitudes and coastal environments, they would presumably reflect relatively similar climatic trends in term of precipitation and temperature oscillations if we assume that the North Atlantic played a major role in the climate of this region (Turner and Hannon, 1988; Muñoz-Sobrino et al., 2005, 2009).

The evidence provided from a multiproxy site located in the nearby mountains (Lago Enol in the northern Cantabrian slopes) reports distinct climatic phases during the Holocene. First, a humid and warm period, peaking around 9000 cal yr BP, is detected. This period is followed by a tendency toward a drier climate during the mid-Holocene (ca. 8700–4650 cal yr BP) and a subsequent return to humid conditions, which coincided with the increase in

anthropogenic pressure at approximately 4650–2200 cal yr BP (Moreno et al., 2011). This pattern may be compatible with those phases described before and after the 8.2 event, respectively, for middle altitude mountains from both the westernmost and easternmost Cantabrian corners (Muñoz-Sobrino et al., 2005, 2009).

The information provided by biomarkers (lipid distribution and total organic carbon) in the Roñanzas peat bog (Ortiz et al., 2010) seem to show a relatively good correspondence with the preceding observations and other Iberian records on the Cantabrian coastal region; they also show the alternation of dry/humid periods during the last 8000 cal yr BP (Fig. 6). However, the episodes of dryness and humidity do not seem to be linked to other records of temperature variation (Martínez Cortizas et al., 2009).

Other available palaeo-environmental records date the importance of human activities as being responsible for large-scale changes in the environment from 6000 cal yr BP onward (Muñoz-Sobrino et al., 2005; Martínez Cortizas et al., 2009; López-Merino et al., 2010). From approximately this period, palaeo-environmental records show difficulty in distinguishing the role of climate and human activity, although evidence of climatic variations into the Neolithic and Chalcolithic have been interpreted from pollen sequences (Allen et al., 1996; Muñoz-Sobrino et al., 2005) and geochemical signals (Fábregas Valcarce et al., 2003). Further, complex synergistic (or antagonistic) interactions between climate-induced changes and the effects of widespread alterations in land use makes investigating the causes of vegetation change complicated. However, in general terms, pollen and other palaeoclimatic archives document that, in the Cantabrian Range, well-established vegetation, generally dating from the early Holocene, shows only minor change (with the notable exception of *Fagus*, which quickly expanded during the last millennia), which may be mainly assigned to the climatic oscillations of the mid-to-late Holocene (Allen et al., 1996; Muñoz-Sobrino et al., 1997, 2005, 2009; Moreno et al., 2011; Carrión et al., 2010b).

5.3. Impact of late Holocene anthropogenic activity on vegetation history

Available data suggest that a large part of the northern Iberian territories had been subject to significant deforestation by the mid-Holocene. The appearance of agriculture and domestic cattle has been well documented in the Cantabrian area since the beginning of the 7th millennium cal yr BP (Ramil-Rego and Aira Rodríguez, 1993; Arias and Altuna, 1999) and has been solidly established as a subsistence strategy throughout the area during the following two millennia (Arias, 1999; Arias et al., 1999). The combination of studies of pollen and non-pollen palynomorphs reinforce the information obtained from palaeozoological records, which have recorded pastoralism and agriculture (at least in the lowlands) by ca. 7000 cal yr BP (López-Merino et al., 2010). Those studies, combined with macrocharcoal identification, suggest the spread of fire, linked to pastoral activities and local changes in vegetation composition, since ca. 6000 cal yr BP in some lowlands of the Atlantic coastal area (Carrión et al., 2010a).

In the innermost mountains of northwestern Iberia, a number of pollen diagrams show noticeable changes in the vegetation composition when unequivocal indicators of anthropogenic disturbance appear (i.e., *Cerealia*, *Plantago*, *Rumex*, *Asphodelus*; Allen et al., 1996; Muñoz-Sobrino et al., 2005; Carrión et al., 2010a). Nevertheless, the ambivalent responses of some species may obscure the changes in the forest due to such disturbances, instead indicating a relative resilience to them. This is the case for *Betula*, one of the most heavily represented trees in the macrofossil record during the late Holocene in the westernmost mountains, which

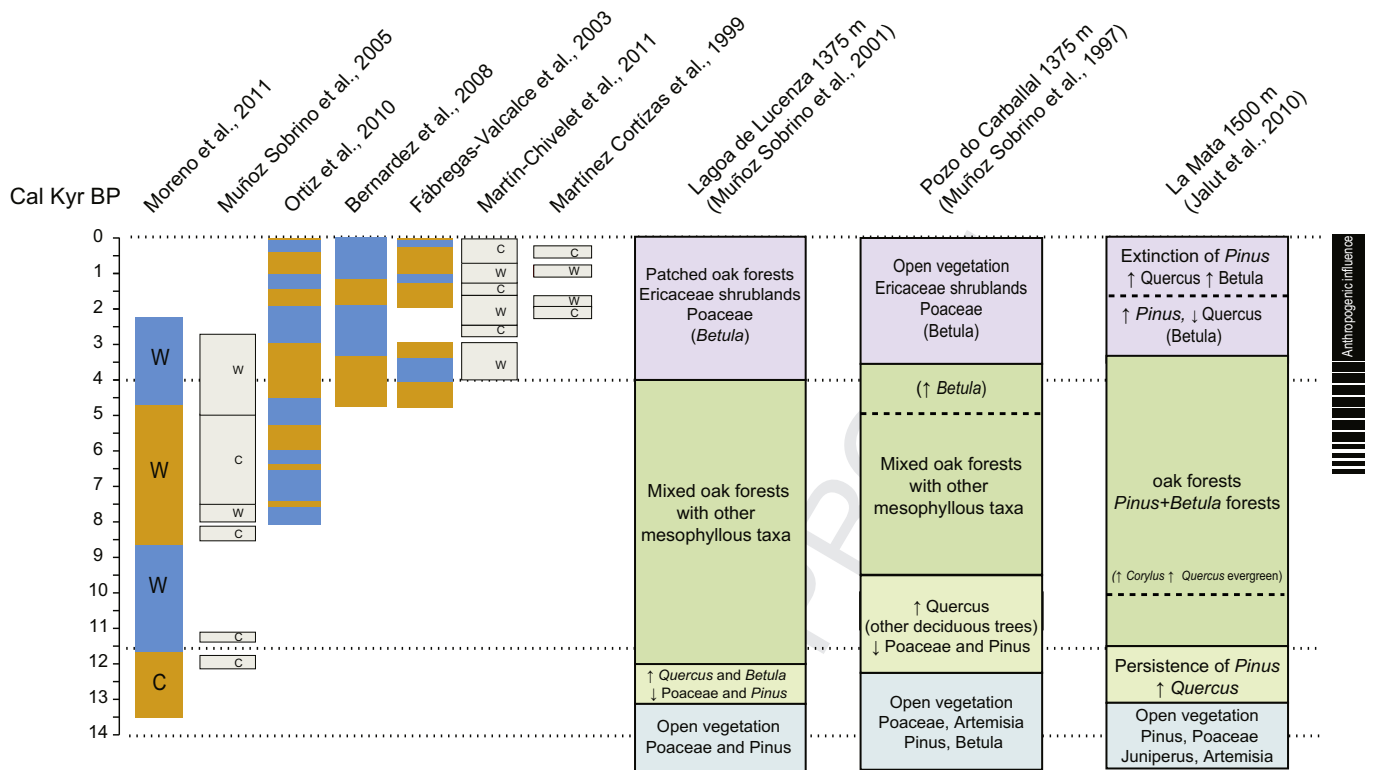


Fig. 6. Comparison of palaeoclimatic phases obtained from diverse approaches and three key pollen records of northwestern Spain. W: warm; C: cold; orange: dry; and blue: humid. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

may have played distinct roles in Iberian landscapes at the end of the Holocene.

Moderate-to-high percentages of *Betula* have been found in this area since the lateglacial, continuing to the onset of the Holocene at altitudes of 1200 to 1400 m asl. Wood samples of arboreal *Betula* have also been identified from mid- to late Holocene sites in the westernmost mountains of the Cantabrian Range, most particularly at Suárbor (Muñoz Sobrino et al., 1997), A Golada (ca. 3600 cal yr BP) and, at later dates, Brañas de Lamela and Suárbor (ca. 1100 cal yr BP). Interpretation of *Betula* is challenging, however, as it grows either as part of a stable, late successional forest, as well as in early successional phases (Muñoz Sobrino et al., 1997). *Betula* is resistant to greater acidic and damp soil conditions that are characteristic of active mires (where the findings were made), but it is also known to be one of the most tolerant arboreal elements to dry and cold environments and it is commonly found as the only broadleaved tree at high elevation, frequently at treeline (Costa et al., 1997). Furthermore, its potential as a pioneer species suggests it can be favoured after fire (Costa et al., 1997; Sevilla, 2008). Its tolerance to a moderate recurrence of fires has been suggested by long-term records in mountainous regions of Iberia (Stevenson, 2000; Morales-Molino et al., 2011), and a regression of other well-established forests (such as those of *Quercus* and/or *Pinus*) is usually correlated with the expansion of birch during the mid- and late Holocene (Allen et al., 1996; Muñoz Sobrino et al., 1997). Therefore, birch may have acted in the western corner of the Cantabrian area as a late successional tree, i.e., a role similar to that described for beech in the eastern Cantabrian Range (Muñoz Sobrino et al., 2009).

The finding of charred remains of deciduous *Quercus* and *Cytisus* at the Balouta site has been dated at 4850 cal yr BP, which is approximately the same era as the beginning of the cereal pollen

curve recorded, at similar altitudes, in Sierra de Ancares (Muñoz Sobrino et al., 1997). Furthermore, the pollen evidence suggests that, at this time, a regional retraction of deciduous *Quercus* began together with the synchronic expansion of *Betula* with heaths.

This may reflect a response to fire, which mainly affected the lower valleys and southern slopes (Muñoz Sobrino et al., 1997). Thus, this early phase in *Betula* expansion (peaking at ca. 3300 cal yr BP) might also reflect an advanced stage of upland oceanic forests (where birch finds its optimum) and a regional treeline that was placed.

These dynamics would reflect a probable response after the occurrence of fires, which mainly affected the lower valleys and southern slopes (Muñoz Sobrino et al., 1997). Thus, this early phase in *Betula* expansion (peaking at ca. 3300 cal yr BP) might also be reflective of a better stage of upland oceanic forests (where birch finds its optimum environment) and a regional treeline that was located above its current limit (Muñoz Sobrino et al., 2003). Later, a climatic deterioration during the last third of the Holocene has been recorded (Fig. 5), but the regional expansion of *Betula* includes a second maximum registered at ca. 1100 cal yr BP (Muñoz Sobrino et al., 1997). Heaths notably expanded between both birch maxima and during the last millennia. The pollen sequences reveal an upward progression of crops; frequently, the beginning of a continuous cereal-type curve (reflecting local occurrence) is synchronic with either the decrease in the total arboreal pollen or with the maximum pollen percentages of *Betula*. This finding suggests that anthropogenic activity could be, in some cases, responsible for the dominance of birch at middle and high altitudes (Muñoz Sobrino et al., 1997; Santos, 2004). The occurrence of wood remains of *Erica* in A Golada during the last 1000 years could reinforce the possible role of fires in the shaping of the vegetation of the region while climate conditions deteriorated.

5.4. The fate of pines at the late Holocene in NW Iberia: humans, fire impact and shrubland expansion

The continuous distribution of pine megafossils along the Cantabrian Range, together with palynological data (e.g. Jalut et al., 2010) depicts a probable continuous area for *Pinus* gr. *sylvestris* during a large part of the Holocene (Fig. 1, Table 3). Furthermore, the existence of a robust dataset of archaeobotanical data from other sites of northern Portugal (Figueiral and Carcaillet, 2005) and other isolated points at the inner section of the Duero basin (archaeological data dating to the Iron age and natural, living specimens, Hernández et al., 2011) supports the idea that the distribution area of this group of pines has suffered a dramatic demise during the last millennia.

The recorded fate of highland pines (*P. sylvestris* and probably *P. nigra*) during the late Holocene in the areas where it was able to persist across the first half of the Holocene may also correspond to the intensification of human activity in the territory (Rubiales et al., in press). In the records from the central part of the mountain range, the episodes of *Pinus* decline include the expansion of *Erica* and, rarely, hardwoods take part in a woodland expansion (Menéndez Amor and Florschütz, 1961; Mariscal, 1983, 1986; Salas, 1991). A parallel pattern has been found in some other deposits from the western part of the Cantabrian Range (Jalut et al., 2010) and near mountains, such as Cabrera (Janssen, 1996), Segundera (Allen et al., 1996; Muñoz-Sobrino et al., 2004) and Teleno (Morales-Molino et al., 2011). Highlands (areas over 1600 m a.s.l., which would roughly correspond to a potential belt with pines) might have been strategically preferred by human groups for growing livestock since the Neolithic period (ca. 6000 radiocarbon

yr BP onward) because pastures located at these altitudes would have been more productive during the summer than pastures in the lowlands (Jarman et al., 1982; Díez Castillo, 1998; Fontana and Guerreschi, 2003). Furthermore, the active selection of conifers by humans during the historical period, due to their technical properties, might have aggravated this process of disappearance (Rubiales et al., 2011).

The succession of different historical periods in which this pattern of land use was intensified (including the Celt migration, Roman domination, Middle Age overpopulation caused by the Moorish advance and the flourishing age of the wool trade and transhumance) could have restricted pinewoods to specific locations that were protected from fire and had unfavourable conditions for the development of other species, (e.g., steep slopes surrounded by rocky environments). The Lillo pinewood remained a valuable resource of wood during the last centuries and especially during the wood shortages that may have existed after the ~500 yr of pine scarcity recorded in the pollen site of Lillo (García Antón et al., 1997). The map dated 1683 of a lawsuit over the ownership of the Lillo pinewood (Fig. 7) shows that the surroundings of this forest were at that time deforested and transformed into pastures to support transhumant livestock.

Features derived from life-history traits do not favour Iberian highland pines over other Cantabrian species under a regime of frequent fire. Pines are obligate seeders, a disadvantage over resprouters (i.e., *Q. pyrenaica*) and their ability to occupy geomorphic fire-shelters such as wetlands and screes, is limited compared to other tree genera (i.e. *Quercus*, *Sorbus*, *Fagus*, Sevilla, 2008). A paradox for pine persists. In northern latitudes highland pines depend on disturbances (mainly fire) to regenerate (Agee, 1998),



Fig. 7. Map of the lawsuit over the pinewood of Lillo, dated 1683. Mapa del pleito del pinar de Puebla de Lillo. Planos y Dibujos n° 382. Archivo General de la Real Chancillería, Valladolid. The main river represented is the river Porma, with the four bridges that cross it. Note that the village of Lillo is at the bottom left and the only forest represented (pinewood of Lillo) is situated at the top right (Monte sobre que ay Pleyto).

allowing the long-term persistence of populations; at their southern edge, these disturbances now constitute a serious threat to their survival, as reflected by their fire ecology (Trabaud and Campant, 1991; Retana et al., 2002; Rodrigo et al., 2004). The reasons for its poorer survival in the south, at the trailing edge of its distribution area are complicated, but may include higher fire frequencies, different sizes and intensities (e.g. higher frequency of crown fires). Most importantly, the likely combination with pastoralism might have resulted in radically different abilities to regenerate.

The presence of pines and pinewoods in the central and western Cantabrian Range during several historical periods has been reported from the analysis of document-derived datasets and toponyms (Manuel and Gil, 2001; Manuel et al., 2003; Díaz-Fernández and Gil, 1996; Ezquerro and Gil, 2004). Some of these historical data and toponyms refer to the environments surrounding the sites where macro-remains have been found. The name of the valley where the Valdelugeros site is located is perhaps one of the clearest examples: *Riopinos* means, literally, “river (of) pines”; the name was documented at least four centuries ago, and this name is also frequently found in the surrounding valleys. Several other references to pines have been reported in the historical literature. In a document dated to 928 AD, *Pineto* is referred to in the east-neighbour valley (Minguez, 1976). In the same valley as the Torrestio site, the name of a present-day village is *Pino* (i.e., pine), which was also found in a document dated to 1181 AD (Valcarce, 1986). Some documents connect the pine toponym with the continuing presence of pinewoods in a direct way, as was the case for a will dated to 932 AD from the central part of the Cantabrian Range: “*et in pineda la maiada de Fontaniellas cum suis pascuis [...] et ex alia parte del pinar...*”, (and in *pineda*, the fold of Fontaniellas with its pastures (...)) and the other side of the pinewood...). Montenegro, 1991. Analogous references for both the southern and northern slopes can be found almost everywhere after appropriate searches (Heredia, 1900; Floriano, 1949; Álvarez, 1994; Ruhstaller, 1995). Some references are not related to the pine name but instead to some of its uses, such as the *Pegueras* River, the name of which is related to pitch extraction in the Esla valley (López, 1786).

Using a synthetic approach, a geographical compendium from the 19th century summarises the history of pinewoods in the province of Leon, which is currently supported by our findings: “... the pine tree is already almost unknown in this province, though it previously predominated here over all the other wood types as demonstrated by the skeleton of the most important and ancient buildings of the capital...” (Madoz, 1845–1850). Even at that time, many scattered stands, isolated trees or pine stumps might have been found in the Cantabrian Range in addition to the remaining forests that have survived until the present time, as registered by other authors (Urquijo, 1989; Ezquerro, 2007).

6. Concluding remarks

One of the more remarkable findings of this study is the fact that all of the megafossils recovered in the central and western parts of the Cantabrian Range have been identified as *Pinus* gr *sylvestris*, while pine remains are absent from macrofossil data from the western edge of the Cantabrian Range (Ancares and Courel Mountains), and only low percentages were detected in the pollen data. This disappearance has been the primary reason that pine has not been considered as part of the natural vegetation there. However, the megafossils that we present here increase the evidence supporting the idea that potential natural vegetation is biased by a subjective perception, at least in most areas, as previously suggested in other locations (Pardo and Gil, 2005; Valbuena-Carabaña et al., 2010; Rubiales et al., 2010).

Aside from possible differences in the type of deposit, some ecological implications of these findings must be considered. Our evidence suggests that, since the onset of the Holocene, pinewoods have done better in more extreme climates, where their ability to withstand broadleaved tree invasions has been the greatest. Furthermore, topographic considerations may have been important. Not only do gradients of continentality increase from west to east, but also does the mean altitude, resulting in colder climate conditions. This may explain why all recovered pine remains occur from sites over 1400 m asl. This is important, because no deposits analyzed in the west reach that altitude. Macrofossil *P. sylvestris* from Lago de Ajo (1570 m asl) are recorded in the early Holocene and in Sanabria, which is located to the southwest and at a lower altitude (ca.1050 m asl). *P. sylvestris* macrofossils are only found in the lateglacial. Moreover, the physiography of the western districts (which are predominantly hilly) turns to a rugged rocky relief to the east, which implies the existence of thinner and poorer soils (which are less suitable to species that are characteristic of later stages of vegetal succession) and a better defence against fire. All of these attributes shape a better scenario for the long-term maintenance of pinewoods, which is superimposed on the possible differences in the use of fire by humans.

Uncited reference

Martín-Chivelet et al., 2011.

Acknowledgments

This research was funded by the Ministerio de Ciencia e Innovación (grants CGL2008-06005 BOS and CGL2009-0698 BOS) and the Junta de Castilla y León. The authors are grateful to their colleagues who have actively participated in the fieldwork leading to this research, and to Jesús Alonso and Paco Masedo for processing some of the studied materials. They would like to thank Mariano Torre, Froilán Sevilla for his encouragement, Daniel Pinto, Carlos Morla and our colleagues at the U.D. Botánica (E.T.S.I. Montes) for their help and support, and the Ministerio de Cultura (Archivo General de la Real Chancillería, Valladolid) for Fig. 7. Thanks also to R. Scott Anderson and an anonymous reviewer for generous suggestions and constructive comments.

References

- Agee, J.K., 1998. Fire and pine ecosystems. In: Richardson, D.M. (Ed.), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, pp. 193–218.
- Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez, F., Maldonado, J., Morla, C., Postigo, J.M., 2000. Estudio de los macrorrestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campoo, Palencia, Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59, 101–112.
- Alcalde, C., García-Amorena, I., García Álvarez, S., García Calvo, D., García García, R., Génova, M., Gil Borrell, P., Gómez Manzanque, F., Maldonado, J., Morla, C., 2006. Contribución de la Paleofitogeografía a la interpretación del paisaje vegetal ibérico. *Invest. agrar. Sist. Recur. For.* 15, 40–54.
- Allen, J.R.M., Huntley, B., Watts, W.A., 1996. The vegetation and climate of northwest Iberian over the last 14000 yr. *Journal of Quaternary Science* 11 (2), 125–147.
- Álvarez, M.A., 1994. Diplomática asturleonense. Terminología Toponímica. Universidad de León, León.
- Menéndez Amor, J., Florschütz, F., 1961. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. Resultado del análisis palinológico de algunas series de muestras de turba, arcilla y otros sedimentos en los alrededores de Puebla de Sanabria (Zamora). *Estudios geológicos* 17, 83–99.
- Andrade, A., Valdeolmillos, A., Ruiz-Zapata, B., 1994. Modern pollen spectra and contemporary vegetation in the Paramera Mountain range (Ávila, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 82, 127–139.
- García Antón, M., Gil Romera, G., Pagés, J.L., Alonso Millán, A., 2006. The Holocene pollen record in the Villaviciosa Estuary (Asturias, North Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237, 280–292.
- Arias, P., 1999. The origins of the neolithic along the Atlantic coast of continental Europe: a survey. *Journal of World Prehistory* 13, 403–464.
- Arias, P., Altuna, J., 1999. Nuevas dataciones absolutas para el Neolítico de la cueva de Arenaza (Bizkaia). *Munibe (Antropología-Arkeología)* 51, 131–141.

- Arias, P., Altuna, J., Armendariz, A., González Urquijo, J.E., Ibáñez Estévez, J.J., Ontañón Peredo, R., Zapata, L., 1999. Nuevas aportaciones al conocimiento de las primeras sociedades productoras en la región Cantábrica. In: Bernabeu Aubán, J., Orozco Köhler, T. (Eds.), *Actes del II Congrés del Neolític a la Península Ibèrica*, Universitat de València 7–9 d'Abril, 1999, pp. 549–557.
- Birks, H.J.B., 1996. Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 7, 89–98.
- Birks, H.H., 2003. The importance of plant macrofossils in the reconstruction of lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. *Quat. Sci. Rev.* 22, 453–473.
- Birks, H.H., Birks, H.J.B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *J. Biogeogr.* 27, 31–35.
- Carcaillet, C., Muller, S.D., 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the French Alps: anthropogenic or climatic changes? *Boreas* 34, 468–476.
- Carcaillet, C., Vernet, J.L., 2001. Comments on "The full-glacial forests of central and southeastern Europe" (Willis et al., 2000). *Quaternary Research* 55, 385–387.
- Carrión, J.S., 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a Montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21, 2047–2066.
- Carrión, J.S., 2010. The concepts of potential natural vegetation (PNV) and other abstractions (trying to pick up fish with wet hands). *Journal of Biogeography* 37, 2213–2215.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M., 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *Holocene* 10 (2), 243–252.
- Carrión, Y., Kaal, J., López-Sáez, J.A., López-Merino, L., Martínez-Cortizas, A., 2010a. Holocene vegetation changes in NW Iberia revealed by anthracological and palynological records from a colluvial soil. *The Holocene* 20, 53–60.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Badal, E., Carrión-Marco, Y., López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Fierro, E., Burjachs, F., 2010b. Expected trends and surprises in the lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Rev. Palaeobot. Palynology* 162, 458–475.
- Chiarucci, A., Araújo, M.B., Decoq, G., Beierkuhnlein, C., Fernández-Palacios, J.M., 2010. The concept of potential natural vegetation: an epitaph? *Journal of Vegetation Science* 21 (6), 1172–1178.
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H., 1992. Datos sobre las comunidades de caméfitos espinosos en los macizos meridionales galaicos (NW España). *Lazaroa* 13, 139–147.
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H. (Eds.), 1997. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- Crawford, R.M.M., 2005. Trees by the sea: advantages and disadvantages of oceanic climates. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 105, 129–139.
- Crawford, R.M.M., Jeffree, C.E., Rees, W.G., 2003. Paludification and forest retreat in northern oceanic environments. *Annals of Botany* 91, 213–226.
- Díaz-Fernández, P., Gil, L., 1996. Datos histórico-geográficos sobre la presencia de pinares en la Cordillera Cantábrica. In: Guitián, L., González, R.L. (Eds.), *Actividad humana y cambios recientes en el paisaje*. Consellería de Cultura-Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, pp. 55–68.
- Díez Castillo, A., 1998. Early Holocene occupations in high Cantabrian mountains (Spain). Beyond the lithics: Mesolithic people in Europe. *Society for American Archaeology, Annual Meeting*.
- Ezquerro, F.J., 2007. El uso atávico del fuego y la extinción local de los pinares cantábricos. In: Gil, L., Torre, M. (Eds.), *Atlas Forestal de Castilla y León*. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Ezquerro, F.J., Gil, L., 2004. La transformación histórica del paisaje forestal en la Comunidad de Cantabria. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Fábregas Valcarce, R., Martínez Cortizas, A., Blanco Chao, R., Chesworth, W., 2003. Environmental change and social dynamics in the second-third millennium BC in NW Iberia. *Journal of Archaeological Science* 30, 859–871.
- Figueiral, I., Carcaillet, C., 2005. A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus type sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. *Quaternary Science Reviews* 24, 2466–2476.
- Floriano, A.C., 1949. Diplomática española del período astur. Estudio de las fuentes documentales del reino de Asturias (718–910). 1. Imprenta La Cruz, Oviedo.
- Fontana, F., Guerreschi, A., 2003. Highland occupation in the Southern Alps. In: Larsson, L. (Ed.), *Mesolithic on the Move*. Proceedings of the 6th International Conference on the Mesolithic in Europe. Stockholm, 4–8 September 2000. Oxbow Books, Oxford (England), pp. 96–102.
- Froyd, C.A., 2005. Fossil stomata reveal early pine presence in Scotland: implications for postglacial colonization analyses. *Ecology* 86, 579–586.
- García, L., Guindeo, A., 1988. Anatomía e identificación de las maderas de coníferas españolas. AITIM, Madrid.
- García Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C., Sainz, H., 1997. New data concerning the evolution of the vegetation in the Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography* 24, 929–934.
- Génova, M., 1998. Estudio de los anillos de crecimiento y su relación con las variables meteorológicas en el pinar de Lillo (León). *Ecología* 12, 237–250.
- Gillson, L., Willis, K.J., 2004. 'As Earth's testimonies tell': wilderness conservation in a changing world. *Ecology Letters* 7, 990–998.
- Gómez, A., Lunt, D.H., 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: Weiss, S., Ferrand, N. (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Gómez-Orellana, L., Ramil Rego, P., Muñoz Sobrino, C., 2007. The Würm in NW Iberia, a pollen record from area Longa (Galicia). *Quaternary Research* 67, 438–452.
- Greguss, P., 1955. Identification of Living Gymnosperms on the Basis of Xylotomy. Akadémiai Kiado, Budapest.
- Rodríguez Guitián, M.A., Ramil-Rego, P., 2008. Fitogeografía de Galicia: análisis histórico y nueva propuesta corológica. *Recursos Rurais* 1, 19–50.
- Gutierrez Elorza, M., 1994. *Geomorfología de España*. Rueda, Madrid.
- Heredia, A.G.de., 1900. "Proyecto de Ordenación de los montes "La Boria", de Boca de Huérgano; "Valdeguiza", de Siero, Villa y "Valdecia" de Villafra; "Avoces y Olloroso" de Éscar y "Hormas y Agregados" de Riaño", Archivo Histórico Provincial de León.
- Hernández, L., Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., Romero, F., Sanz, C., Gómez Manzanque, F., 2011. Reconstructing forest history from archaeological data: a case study in the Duero basin assessing the origin of controversial forests and the loss of tree populations of great biogeographical interest. *Forest Ecology and Management* 261, 1178–1187.
- Sánchez Hernando, L.J., Gómez Manzanque, F., Masado, F., Morla, C., del Nido, J., 1999. Identificación de macrorrestos vegetales holocenos en las cuencas altas de los ríos Porma, Curueño y Esla (León, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Secc. Biol.)* 95, 31–42.
- IUCN, 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <http://www.iucnredlist.org> (accessed 10.11.10).
- Izco, J., Ramil-Rego, P., Díaz Varela, R., 2004. Lista roja de la flora vascular gallega. In: Rodríguez, F. (Ed.), *Galicia, Naturaleza*. Botánica III. Hercules Ediciones, La Coruña.
- Jacquot, C., 1955. *Atlas d'anatomie des bois des conifères*. Centre Technique du Bois, Paris.
- Jalut, G., Michels, V.T., Dedoubat, J.J., Otto, T., Ezquerro, J., Fontugne, M., Belet, J.M., Bonnet, L., de Celis, A.G., Redondo-Vega, J.M., 2010. Palaeoenvironmental studies in NW Iberia (Cantabrian range): vegetation history and synthetic approach of the last deglaciation phases in the western Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297, 330–350.
- Janssen, C.R., 1996. Aspects of vegetation development in the Sierra Cabrera Baja, NW-Cantabria, Spain, as part of a long-term project in the medium high mountains of western and southwestern Europe. In: Ramil-Rego, P., Fernández Rodríguez, C., Rodríguez Guitián, M. (Eds.), *Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica*. Consellería de Cultura-Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, pp. 183–197.
- Jarman, M.R., Bailey, G.N., Jarman, H.N., 1982. *Early European Agricultures. Its Foundations and Development*. Cambridge University Press, London.
- Kullman, L., 2008. Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective. *Quaternary Science Reviews* 27, 2467–2472.
- Llamas, F., Acedo, C., Lence, C., Alonso, R., Molina, A., Castro, V., 2007. Flora cantábrica de interés en Castilla y León. *Naturalia Cantabrigae* 3, 57–68.
- López, T., 1786. Mapa geográfico de una parte de la provincia de León Madrid.
- López Merino, L., 2009. es"Paleoambiente y antropización en Asturias durante el Holoceno" Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid.
- López-Merino, L., Martínez Cortizas, A., López-Sáez, J.A., 2010. Early agriculture and palaeoenvironmental history in the North of the Iberian Peninsula: a multi-proxy analysis of the Monte Areo mire (Asturias, Spain). *Journal of Archaeological Science* 37, 1978–1988.
- Madoz, P., 1845–1850. esDiccionario geográfico estadístico histórico de España y sus posesiones de ultramar. Madrid, Spain.
- Maldonado, F.J., 1994. esEvolución tardiglaciaria y holocena de los macizos del Noroeste Peninsular. Ph.D. Thesis, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.
- Manuel, C., Gil, L., 2001. La transformación histórica del paisaje forestal de Galicia. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Manuel, C., Díaz-Fernández, P., Gil, L., 2003. La transformación histórica del paisaje forestal en Asturias. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Mariscal, B., 1983. Estudio polínico de la turbera del Cueto de la Avellanosa, Polaciones (Cantabria). *Cuadernos Geol. Laxe*, 205–222.
- Mariscal, B., 1986. Análisis polínico de la turbera del pico del Sertal. Reconstrucción de la Paleoflora y de la Paleoclimatología durante el Holoceno en la zona oriental de la Cordillera Cantábrica. In: López Vera, F. (Ed.), *Quaternary Climate in the Western Mediterranean*. Universidad Autónoma de Madrid, pp. 205–220.
- Martín-Chivelet, J., Muñoz-García, M.B., Edward, R.L., Turrero, M.J., Ortega, A.I., 2011. Land surface temperature changes in Northern Iberia since 4000 yr BP, based on $\delta^{13}C$ of speleothems. *Global and Planetary Change*. doi:10.1016/j.gloplacha.2011.02.002.
- Martínez Cortizas, A., Costa-Casais, M., López-Sáez, J.A., 2009. Environmental change in NW Iberia between 7000 and 500 cal. BC. *Quaternary International* 200, 77–89.
- McKeever, M., 1984. Comparative palynological studies of two lake sites in western Ireland and northwestern Spain. MSc thesis. Trinity College, Dublin.
- Minguez, J.M., 1976. esColección Diplomática del Monasterio de Sahagún (Siglos IX–X). Caja de Ahorros y Monte de Piedad de León y Archivo Histórico Diocesano de León, León.
- Moares, C., Martínez Cortizas, A., Macías Vazquez, F., 1996. Suelos con fragipán en el valle glaciar de Balouta (Sierra de Ancares, Lugo-León): significado paleoambiental. In: Pérez Alberti, A., Martini, P., Chesworth, W., Martínez Cortizas, A. (Eds.), *Dinámica y evolución de medios cuaternarios*. Xunta de Galicia. Consellería de Cultura, pp. 227–241.

- Montenegro, J., 1991. Colección Diplomática de Santa María de Piasca. Consejería de Cultura, Educación y Deporte. Diputación Regional de Cantabria, Santander.
- Morales-Molino, C., García Antón, M., Morla, C., 2011. Late Holocene vegetation dynamics on an Atlantic–Mediterranean mountain in NW Iberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 302, 323–337.
- Moreno, A., López-Merino, L., Leira, M., Marco-Barba, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., López-Sáez, J.A., Santos, L., Mata, P., Ito, E., 2011. Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *Journal of Paleolimnology*.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M., 1997. Upland vegetation in the north-west Iberian Peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Veget. Hist. Archaeobot* 6, 215–233.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gómez-Orellana, L., 2003. La vegetación post-glaciación en la vertiente meridional del Macizo del Mampodre (Sector Central de la Cordillera Cantábrica). *Polen* 13, 31–44.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gómez-Orellana, L., Ferreira da Costa, J., Díaz Varela, R.A., 2009. Climatic and human effects on the post-glacial dynamics of *Fagus sylvatica* L. in NW Iberia. *Plant Ecology* 203, 317–340.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Guitián, M.A.R., 2001. Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial-interglacial transition. *Veg. Hist. Archaeobot* 10, 7–21.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil Rego, P., Gómez Orellana, L., 2004. Vegetation of the Lago de Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. *Veg. Hist. Archaeobot* 13, 1–22.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gomez-Orellana, L., Varela, R.A.D., 2005. Palynological data on major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas* 34, 381–400.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gomez-Orellana, L., 2007. Late Würm and early Holocene in the mountains of northwest Iberia: biostratigraphy, chronology and tree colonization. *Veg. Hist. Archaeobot* 16, 223–240.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2005. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- Ortiz, J.E., Gallego, J.L.R., Torres, T., Díaz-Bautista, A., Sierra, C., 2010. Palaeoenvironmental reconstruction of Northwest Spain during the last 8000 cal yr BP based on the biomarker content of the Roñanzas peat bog (Asturias). *Organic Geochemistry* 41, 454–466.
- Pardo, F., Gil, L., 2005. The impact of traditional land use on woodlands: a case study in the Spanish Central System. *Journal of Historical Geography* 31, 390–408.
- Peraza, C., 1964. Estudio de las maderas de coníferas españolas y de la zona norte de Marruecos, Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Puente García, E., Penas Merino, A., Fombella Blanco, M.A., Andrade Olalla, A., Alonso Herrero, E., Matías Rodríguez, R., García-Rovés Fernández, E., 1998. Correlación entre la vegetación actual y el espectro polínico de la turbera del Puerto de San Isidro (León). *Palinología: Diversidad y Aplicaciones*, 109–116.
- Ramil-Rego, P., Aira Rodríguez, M.J., 1993. A palaeocarpological study of Neolithic and Bronze Age levels of the Buraco da Pala rock-shelter (Bragança, Portugal). *Vegetation History and Archaeobotany* 2, 163–172.
- Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Guitián, M., Gómez-Orellana, L., 1998. Differences in the vegetation of the north Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecol.* 138, 41–62.
- Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Burr, G.S., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hajdas, I., Heaton, T.J., Hogg, A.G., Hughes, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning, S.W., Reimer, R.W., Richards, D.A., Southon, J.R., Talamo, S., Turney, C.S.M., van der Plicht, J., Weyhenmeyer, C.E., 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 51 (4), 1111–1150.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordoñez, J.L., de Solà-Morales, F., 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forests changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience* 9, 89–97.
- Rivas-Martínez, S., 1964. Relaciones entre los suelos y la vegetación en la comarca de la Puebla de Lillo (León). *Anales de Edafología y Agrobiología* 23 (5–6), 323–333.
- Rodrigo, A., Retana, J., Picó, F.X., 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 85, 716–729.
- Roig, S., Gómez Manzanque, F., Masedo, F., Morla, C., Sánchez, L.J., 1997. Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55, 111–123.
- Rubiales, J.M., García Amorena, I., García Álvarez, S., Gómez Manzanque, F., 2008. The Late Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the west of the Cantabrian Range. *Journal of Biogeography* 35, 1840–1850.
- Rubiales, J.M., Ezquerro, F.J., Gómez Manzanque, F., García Álvarez, S., García-Amorena, I., Morla, C., 2009. The long-term evolution of the Cantabrian landscapes and its possible role in the capercaillie drama. *Grouse News* 38, 9–11.
- Rubiales, J.M., García-Amorena, I., Hernández, L., Génova, M., Martínez, F., Gómez Manzanque, F., Morla, C., 2010. Late Quaternary dynamics of pinewoods in the Iberian mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 476–491.
- Rubiales, J.M., Hernández, L., Romero, F., Sanz, C., 2011. The use of forest resources in central Iberia during the Late Iron Age. Insights from the wood charcoal analysis of Pintia, a Vaccaean oppidum. *Journal of Archaeological Science* 38, 1–10.
- Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., García Álvarez, S., García-Antón, M., in press. Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a palaeoecological perspective. *Veg. Hist. Archaeobot.* doi:10.1007/s00334-011-0330-2.
- Ruhstaller, S., 1995. Materiales para la lexicología histórica. Estudio y repertorio alfabético de las formas léxicas toponímicas contenidas en el «Libro de la Montería» de Alfonso XI. Max Niemeyer Verlag, Tübingen.
- Salas, L., 1991. Análisis palinológico de la turbera de Pico Ano, implicaciones en las variaciones climáticas del Holoceno Final. *Actas de la VIII Reunión nacional sobre el Cuaternario*, Valencia.
- Santos, L., 2004. Late Holocene forest history and deforestation dynamics in the Queixa Sierra, Galicia, Northwest Iberian Peninsula. *Mountain Research and Development* 24, 251–257.
- Schweingruber, F., 1990. *Anatomy of European Woods*, WSL/FNP. Paul Haupt Berne & Stuttgart Publishers, Stuttgart.
- Sevilla, F., 2008. Una teoría ecológica para los montes ibéricos. — IRMA-Junta de Castilla y León.
- Stevenson, A., 2000. The Holocene forest history of the Montes Universales, Teruel, Spain. *The Holocene* 10, 603–610.
- Storch, I., 2007. Conservation status of grouse worldwide: an update. *Wildlife Biology* 13, 5–12.
- Stuiver, M., Reimer, P.J., 1993. Extended 14C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. *Radiocarbon* 35, 215–230. CALIB 5.0 radiocarbon calibration program is available online on. <http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/>.
- Takhtajan, A., 1986. *Floristic Regions of the World*. California University Press, Berkeley, CA.
- Théry-Parisot, I., Chabal, L., Chravzev, J., 2010. Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291, 142–153.
- Trabaud, L., Campant, C., 1991. Problem of naturally colonizing the Salzmänn Pine *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco after a fire. *Biol. Cons* 58, 329–343.
- Turner, C., Hannon, G.E., 1988. Vegetational evidence for Late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 318, 451–485.
- Urquijo, A., 1989. *Altos vuelos. Precursores insólitos del turismo cinegético en la España del XIX*. Aldaba Ediciones, Madrid.
- Valbuena-Carabaña, M., López De Heredia, U., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., Gil, L., 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: a socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 492–506.
- Valcarce, M.A., 1986. El dominio de la Real Colegiata de San Isidoro de León hasta 1189. CECEL, León.
- Valdiosera, C.E., García-Garitaigotia, J.L., García, N., Doadrio, I., Thomas, M.G., Hänni, C., Arsuaga, J.L., Barnes, I., Hofreiter, M., Orlando, L., Götherström, A., 2008. Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 105, 5123–5128.
- Vernet, J.L., Ogererau, P., Figueireal, I., Machado Yanes, C., Uzquiano, P., 2001. Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents: Sud-ouest de l'Europe: France, Péninsule Ibérique et Îles Canaries. CNRS.
- Vinçon, G., Pardo, I., 2004. The Stoneflies (Plecoptera) of the north west of the Iberian Peninsula. *Annales de Limnologie* 40, 43–62.
- Watts, W.A., 1986. Stages of climatic change from full glacial to Holocene in northwest Spain, southern France and Italy: a comparison of the Atlantic Coast and the Mediterranean Basin. In: Lowe, J.J., Gray, J.M., Robinson, J.E. (Eds.), *Studies in the Lateglacial of Northwest Europe*. Pergamon Press, pp. 101–111.